5.) Die Krone des Rothirschgeweihs.

Von JOACHIM BENINDE (gefallen am 7. 9. 1939 in Udorz an der Pilica).

Mit 21 Abbildungen im Text und auf den Tafeln XV—XIX.

Inhaltsübersicht.

I. Einführung.

Bei der Bearbeitung eiszeitlicher Rothirschgeweihe mit teilweise sehr eigenartigen Kronenformen und bei dem Versuch, sie mit den entsprechenden Bildungen des rezenten *Cervus elaphus* LINNÉ in stammesgeschichtliche Beziehungen zu setzen, zeigte es sich, daß wir eine einheitliche Vorstellung über die Bildungsregeln der Geweihkrone nicht besitzen. Es war nicht möglich, den fossilen Formen einen heutigen „Typus" gegenüber zu stellen, weil ein solcher bisher nicht besteht. Die Mannigfaltigkeit und der Formenreichtum des Kronenaufbaus ist außerordentlich groß, und die jagdliche Einteilung in „Hand"-, „Schaufel"-, „Becher"-, „Teller"-, „Stiefelknechtkronen" usw. sowie in „Viersprosser" und „Fünfsprosser" ist nicht geeignet gewesen, die Erkenntnis einer gemeinsamen Grundform zu erleichtern. Ein artspezifischer Grundtyp wird sogar vielfach geleugnet.

Für eine Arbeit an der Phylogenese des Rothirschgeweihs war daher die Klärung dieser Frage erste Voraussetzung. Sie ist jedoch auch für die rezente Systematik von Bedeutung.

A. Bisherige Arbeiten.

Jäger und Zoologen haben sich in gleicher Weise bemüht, eine Klärung des offenbar schwer erkennbaren Aufbauplanes herbeizuführen. Daß dies in befriedigender Weise bis heute nicht geschehen konnte, liegt an dem erdrückenden Formenreichtum, der den Bearbeiter bei der Betrachtung größerer Sammlungen oder Ausstellungen immer wieder in Erstaunen setzt und verwirren muß. So haben die zahlreichen Studien zu denkbar verschiedenen Resultaten geführt.

1. LYDEKKER sagt 1898 in seiner Systematik der Cerviden über den Kronenbau:

„. . . . wenn voll entwickelt, bildet das Geweih einen mehr oder weniger ausgeprägten Becher in der Krone . . . Die vierte Sprosse liegt nicht in derselben Ebene wie der darüber sitzende Geweihteil, aber bei

voll entwickelten Tieren ist er mehr oder weniger in den Endbecher einbezogen . ."

Diese Definition ist nicht ganz verständlich und trifft in ihren Einzelheiten sicherlich nicht den Kern der Frage. Sie hat nur historischen Wert.

a) Die dreiteilige Krone als Einheit und Grundform.

2. Für HILZHEIMER (1916) ist die Krone entwicklungsgeschichtlich eine Einheit. Er sagt:

„Die vierte oder fünfte Sprosse tritt bei ihren [der Kronenhirschreihe d. V.] Mitgliedern, ebenso wie bei den Tibethirschen, aus der Ebene der übrigen Sprossen seitlich heraus, aber bei höherer Endenzahl setzen an dem Gabelungspunkt der Endgabel noch mehr Sprossen an [Abb. 1];

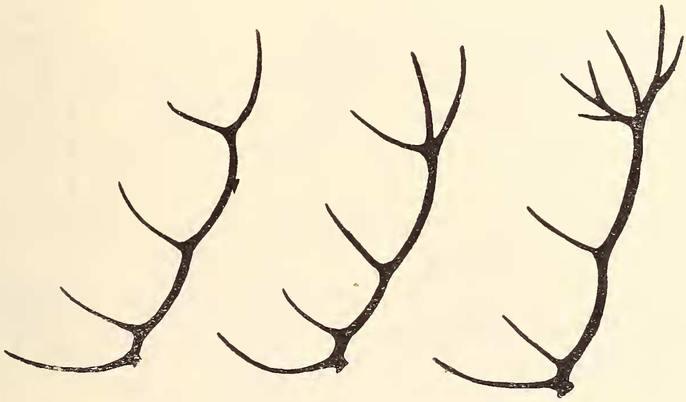


Abb. 1 a b c

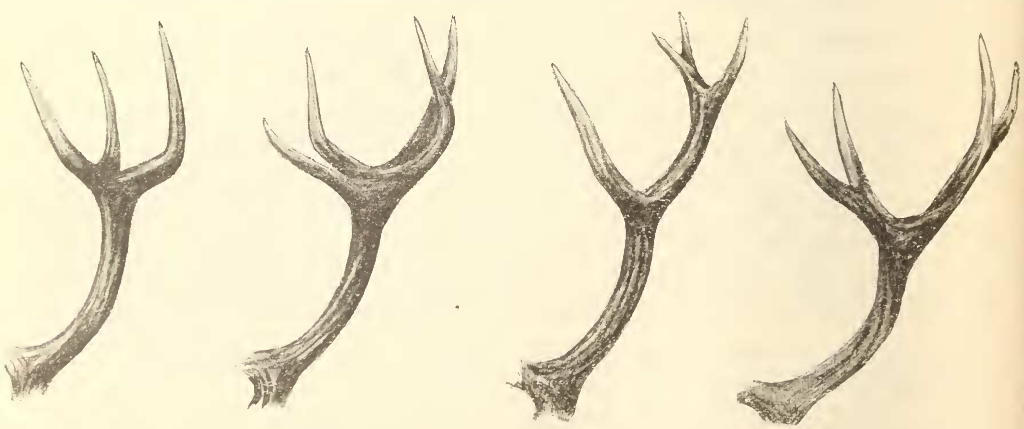
Bisher schematisch herrschende Vorstellung vom Prinzip des Kronenaufbaues.

so entsteht die „Krone" der Edelhirsche, die aus mindestens drei in einem Punkt entspringenden [gesp. d. V.] Enden gebildet wird. Derartige Hirsche bewohnen Europa und die angrenzenden Teile Asiens. Es läßt sich insofern noch bei der Edelhirschreihe ein Fortschritt von Ost nach West verfolgen, als es im Osten mehr solche Hirsche gibt, bei denen die vierte Sprosse noch nicht in die Krone mit einbezogen ist, das Längenwachstum der Stange gewissermaßen später unterdrückt ist (Abb. 2 c), als bei den westlichen, wo die vierte Sprosse mit in die Krone einbezogen ist [Abb. 2 b]. Die ersteren Hirsche werden gewöhnlich als Marale, die zweiten, die sich nur in Westeuropa finden, als Edelhirsche (im engeren Sinne) bezeichnet."

Die Krone bildet sich nach seiner Ansicht dadurch, daß „. . oben an der Wurzel der Endgabel [Abb. 1 a] eine neue Sprosse kommt [Abb. 1 b]. Dann entsteht eine Art Quirl, die „Krone". Dieser dreisprossige und drei-

dimensionale Quirl als einheitliches Gebilde ist also nach HILZHEIMER die Grundform; die weitere Endenvermehrung erfolgt regellos in nicht näher definierbarer Weise (Abb. 1 c). — Beim Maral bildet sich die Krone nicht über dem dritten, sondern erst über dem vierten Sproß, der also ein neues und artspezifisches Gebilde wäre (Abb. 2 c), das am Geweih des europäischen Rothirsches kein Gegenstück besäße, vielfach „Wolfsproß" genannt.

HILZHEIMER	Rothirsch Krone aus dem 4. Sproß	Rothirsch Krone aus dem 4. Sproß	Maral Krone aus dem 4. Sproß 5. Sproß	—
SENFF	Grundform Stangen- ende, Hinter- ende, Außen- ende	Stangen- u. Außenende Geteiltes Hinterende	—	Stangen- u. Außenende Geteiltes Hinterende
SALLAČ	Kreuzungshirsch 4. Sproß „a" 5. Sproß „b"	Rothirsch 4. Sproß „A" 5 Sproß „b"	Maral 4. Sproß „a" 5. Sproß „B"	Kreuzungshirsch 4. Sproß „A" 5. Sproß „B"
BLEY	Viersprosser Krone aus dem 4. Sproß	Viersprosser Krone aus dem 4. Sproß	Fünfsprosser Krone aus dem 4. Sproß u. geteiltem 5. Sproß	Fünfsprosser Krone aus dem geteilten 4. Sproß u. geteiltem 5. Sproß
HECK	Zwölferkrone	Becherkrone	Wolfsproßkrone	Doppelgabelkrone
	„beruhen wahrscheinlich jede für sich auf einer bestimmten, fester miteinander verbundenen Gruppe von Erbfaktoren"			

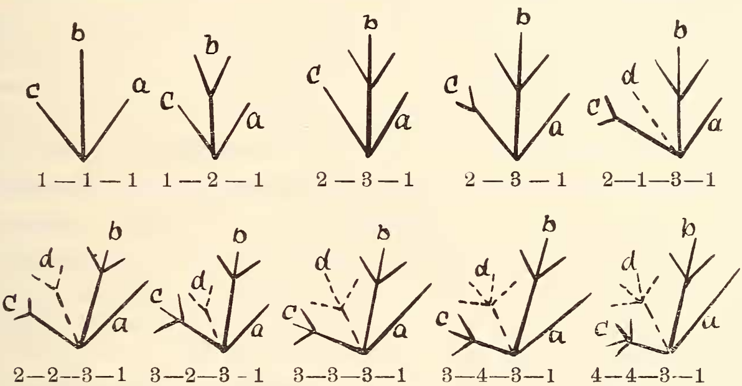


a b c d

Abb. 2. Schematische Darstellung der wichtigsten Lehrmeinungen.

3. In einer interessanten Studie hat neuerdings SENFF (1935) diese Frage speziell an den endenreichen Kapitalkronen der Moritzburger Sammlung behandelt. Auch er hält die dreiteilige, becherförmige (Abb. 1 b, 2 a) Zwölferkrone für den Grundtyp, denn er sagt ausdrücklich, daß „. . die drei Urenden der Zwölferkrone die Grundlage für jede Kronenbildung, auch die endenreichste, bilden“. Er kritisiert dabei A. B. MEYER (1883), der die viersprossige (Vierzehnender-) Krone als aus zwei Gabeln bestehend ansieht (Abb. 2 d), und sagt:

„Die vordere Gabel stellt zwei Enden vor, das Stangen- und das äußere Ende, die zwar bei manchen Geweihen durch Verbänderung zu einer Gabel vereinigt sind, die bei der weiteren Verzweigung zur endenreichen Krone aber wieder selbständig werden und sich sogar sehr verschieden verhalten.“



a = Stange; b = hinteres Ende; a = äußeres Ende
Abb. 3. Kronenaufbau nach SENFF.

Die von MEYER angenommene Zweiteilung (Abb. 2 d) der Grundform wird also scharf zurückgewiesen. Hier ist mit jeder nur denkbaren Deutlichkeit gesagt, daß alle drei Sprossen in der Entwicklung ein wohlgetrenntes Eigenleben führen, daß also die dreiendige Grundform als allgemeines Prinzip des Aufbauplanes anzusehen sei (Abb. 3).

4. SCHÄFF (1907) hatte dies schon früher angedeutet mit den Worten:

„Ich glaube gefunden zu haben, daß die normalen Geweihe mit hoher Endenzahl (etwa vom Sechzehnender ab) sich auf den Typus des Zwölfenders zurückführen lassen, so zwar, daß die höheren Endenzahlen durch Gabelung der Kronenenden des Zwölfers bzw. durch weitere Gabelung der zuerst entstehenden Gabeläste sich bilden [Abb. 3]. Es fehlt mir jedoch vorläufig noch an genügendem Material, welches ja naturgemäß sehr schwer zu beschaffen ist, um diese Ansicht beweisen zu können.“

Die Ansicht der Autoren 2—4 (als Vertreter einer größeren Anzahl, die nicht alle angeführt werden können) läßt sich unter einheitlichen Gesichtspunkten zusammenfassen:

a) Die Geweihkrone ist genetisch ein als einheitlich anzusehendes Gebilde.
b) Die drei räumlich angeordneten Enden der Zwölferkrone bilden den Grundriß des Bauplanes für alle weiteren Formen.
c) Das Problem der verschiedenen Kronentypen, ihre Vererblichkeit und ev. rassische oder gar artliche (kreuzungsmäßige) Grundlage wird nicht erörtert.

b) Es gibt nicht eine, sondern mehrere Grundformen.

Von der Anschauung der ersten Autoren heben sich die folgenden scharf ab. Im Vordergrund der Betrachtung steht jetzt das Bedürfnis nach einer klassifizierenden Einteilung und entwicklungsgeschichtlichen Erkenntnis der Formenfülle und des Gestaltungsreichtums der Geweihe.

5. Matschie (1914) als fein beobachtender Systematiker hat die Aufteilung des deutschen *Cervus elaphus* L. in zwölf geographische Arten hauptsächlich nach dem Geweihtyp durchgeführt. Er benutzte dazu nicht zum wenigsten die Form der Krone. Es entsprach seiner Ideenrichtung, sie wie alle morphologischen Verschiedenheiten als rassisch bzw. artlich, d. h. erblich bedingt anzusehen. So sah er auch feinste Einzelheiten im Kronenbau (Stellung, Ausbildung, Gabelung der einzelnen Sprossen) als erblich fixierte Rassekennzeichen an. Man kann wohl jede Krone nach seinem Schema irgendeiner der zwölf Arten zuschreiben. Heute wissen wir allerdings, daß seine Klassifizierung nicht berechtigt war. Es konnte nachgewiesen werden, daß sich innerhalb eines Wildstandes seine sämtlichen „Arten" vertreten fanden.

6. Kiessling (1925) hat Matschie's Auffassung und systematische Einteilung in die jagdliche Literatur übernommen. Er unterstreicht die Anschauung der rassisch-erblichen Formentypen, indem er sagt:

„Keine Art des Rothirsches, die während der Eiszeit in irgend einem Teile Deutschlands festgestellt worden ist, hat sich in der Geweihbildung bis auf die heutige Zeit hin irgendwie verändert."

Im übrigen scheint auch er geneigt zu sein, die Zwölferkrone mit drei individuellen, wohlgetrennten Enden („ . . von den Stangenspitzen zweigen sich nach vorn je zwei Enden ab . . .") als Grund- und Schlußtyp anzusehen, denn er sagt von ihr:

„Es ist, als ob die Natur sagen wollte, daß der natürliche Gang der Entwicklung damit beendet sei und alle weiteren Neubildungen für nicht unbedingt nötiges Beiwerk zu gelten hätten."

7. Sallač (1912) benutzte die internationale Jagdausstellung in Wien 1911, um an dem dort zusammengetragenen überreichen Material aus dem gesamten Verbreitungsgebiet der Art die systematische Stellung und die Entwicklungsgeschichte der Geweihkrone auf ganz neuen Wegen zu klären. Er geht davon aus, daß der kronentragende Edelhirsch in zwei Arten gespalten sei:

den westeuropäischen Becherhirsch, d. h. den Rot- oder Edelhirsch (Abb. 2 b) und den osteuropäischen und asiatischen Maral (Abb. 2 c, s. a. HILZHEIMER). Da die Verbreitungsgebiete beider Spezies sich berühren, müsse eine Kreuzung im Grenzgebiet die notwendige Folge sein. (Die Arten der Edelhirschgruppe bastardieren sämtlich).

SALLAČ kreuzte also in Gedanken die beiden hypothetisch reinblütigen Formen und ließ die vier Merkmale

A = vierte Sprosse geteilt, Edelhirsch,
a = „ „ einfach, Maral,
b = fünfte Sprosse geteilt, jedoch auf gleicher Höhe mit der geteilten vierten Sprosse eingefügt, Edelhirsch,
B = „ „ gestielt, dann erst geteilt, Maral,

miteinander mendeln. Nach der relativen Häufigkeit des Auftretens nimmt er A und B als dominant über a und b an. Die reine Edelhirschkrone heißt also „Ab“ (Abb. 2 b), die Maralkrone „aB“ (Abb. 2 c). Die Grundform der Krone sieht er als zweiteilig an, nicht als dreiteilig! Auf dieser Zweiteilung mit den zugehörigen Merkmalspaaren A und a bzw. B und b beruht ja seine ganze Ableitung. Sämtliche theoretisch sich ergebenden Kombinationen fand SALLAČ auf der Wiener Ausstellung vertreten und schloß daraus auf die Richtigkeit seiner Deduktion.

Da sich sämtliche Formen vom Balkan bis zum Rhein nebeneinander finden, müßten wir annehmen, daß *C. el.* L. keine einheitliche Art ist, sondern eine heterozygote Kreuzungsgemeinschaft. Sämtliche vorkommenden Kronenformen beruhten also danach auf streng erblicher Grundlage unter der Voraussetzung einer primären Zweispaltung des Bauplanes.

8. BLEY (1914, 1923) prägte die Bezeichnungen

„Viersprosser“ für den Hirsch, der die Krone durch Teilung der vierten Sprosse bildet (Abb. 2 a, b). Er entspricht dem „Becherhirsch“ von SALLAČ und dem eigentlichen „Edelhirsch“ von HILZHEIMER und

„Fünfsprosser“ für den Hirsch, der die Krone aus einem akzessorischen „vierten“ und dem endständigen, nunmehr „Fünften“ Sproß gemeinsam bildet (Abb. 2 c, d).

BLEY spricht ganz klar aus, daß das Merkmal des Fünfsprossers in dem charakteristischen, zwischen Mittelsproß und eigentlicher Krone eingeschobenen Ende liege (Abb. 2 c), das dem Viersprosser fehlt. BLEY stellt fest, daß beide Formen, die er sich offenbar erblich festgelegt denkt, heute überall nebeneinander vorkommen, und daß sie dies auch schon im frühen Alluvium, ja sogar im Diluvium in derselben Weise getan haben. Dieses Nebeneinander zweier scharf getrennter, erblicher Formen einer Spezies in demselben Lebensraum über geologische Zeiträume hinweg ist seitdem noch mehrfach behauptet worden.

9. Auch HECK (1935) vertritt den Standpunkt, daß die wichtigsten Kronentypen als erblich zu gelten hätten und sich wie Familienähnlichkeiten verhielten. Es vererbt „ . . . ein Rothirschgeweih sich nicht etwa einheitlich als Ganzes, sondern seine verschiedenen einzelnen Eigenschaften werden gesondert und unabhängig voneinander in der Generationsfolge weitergegeben . . . . Die einfachsten Arten der Kronenbildung, wie die Zwölferkrone [Abb. 2 a], die Doppelgabelkrone [Abb. 2 d], die Becherkrone [Abb. 2 b] und die Wolfsproßkrone [Abb. 2 c] beruhen wahrscheinlich jede für sich auf einer bestimmten, fester miteinander verbundenen Gruppe von Erbfaktoren."

Diese Ansicht hat viel Ansprechendes. HECK vermeidet es also, einen allgemeingültigen Grundplan des Kronenbaus anzunehmen, sondern stellt deren mehrere als gleichwertig nebeneinander.

10. v. RAESFELD (1920) bespricht und bildet sieben Kronenformen ab: 1. die einfache Krone, 2. Gabelkrone, 3. Dreiastkrone, 4. Doppelkrone, 5. Handkrone, 6. Schaufelkrone, 7. Becherkrone. Über ihren genotypischen Wert drückt er sich jedoch sehr vorsichtig aus:

„Die Benennung dieser Formen steht mit ihrer Entstehung in keinem Zusammenhang; sie ist nichts als der Ausdruck der sich dem Auge bietenden Erscheinung." Und später: „Die Grundformen der Kronenbildung weisen unter sich viele Übergänge auf. . . . Schon bei den ersten Stufen kann der Zoologe zweifelhaft sein, wohin er ein Geweih einzureihen hat. Das wird bei jeder folgenden Stufe schwieriger, sobald s t ö r e n d e E i n f l ü s s e d i e E n t w i c k l u n g b e e i n t r ä c h t i g t h a b e n." (gesp. d. V.)

Hier finden wir zum ersten Mal die Labilität der phänotypischen Erscheinung betont und den Einfluß störender Entwicklungsbedingungen. Seine Grundtypen sind mehr Hilfsmittel äußerer Klassifizierung als Formen mit erblichem Zusammenhang. Der Satz: „Die Krone besteht aus mindestens drei Enden, die eine gewisse Einheit bilden" ist ebenfalls nur als äußerlich beschreibend anzusehen. Wir bemerken bei ihm deutlich ein Mißtrauen gegen die erblichen Rechenexempel, aber auch eine eigene Unsicherheit in der Deutung, die sich in der Vorsicht der Ausdrucksweise äußert.

Die zweite Gruppe der Autoren (5—9) läßt sich durch folgende Punkte kennzeichnen:

a) Die Formverschiedenheiten der Krone werden als Kreuzungsergebnisse einiger gleichwertig nebeneinander stehender, streng erblicher Grundformen angesehen.

b) Das Bestehen einer gemeinsamen Grundform wird nicht anerkannt.

c) Die Krone wird teils als einheitliches Gebilde, teils als streng zweiteilig, teils als streng dreiteilig angesehen.

Der Autor 10 bildet den Übergang zu den folgenden.

c) Formgebend sind die Umweltbedingungen:

11. DÖDERLEIN (1927) hat die 18 vollständig erhaltenen Abwurfpaare eines im Nymphenburger Park halb wild gehaltenen Hirsches einer eingehenden Bearbeitung unterzogen. Dabei fand er z. B., daß der als Merkmal für den Kaukasusmaral angesehene ungeteilte vierte Sproß (Abb. 2c) in manchen Jahren sehr typisch auftrat, in anderen sich gabelte (wie bei Abb. 2d) und dann eine edelhirschartige Doppelgabelkrone hervorbrachte. Er sagt:

„Ich sehe in diesen Unterschieden nicht das Blut verschiedener Stämme von Ahnen, . . . sondern fasse sie lediglich als eine Beschleunigung oder Verzögerung auf, die bei der Ausbildung der einzelnen Teile des Geweihs während ihres Wachstums auftritt. . . . Es ist eben nicht ein bestimmter Zustand des Geweihs, der vererbt wird, sondern die Tendenz, einen bestimmten Zustand zu erreichen wird vererbt. . . . Um solche Verschiedenheiten zu erklären, ist es nicht nötig, für jeden dieser möglichen Zustände einen besonderen Erbfaktor in Anspruch zu nehmen. . . . Doch gibt es zweifellos Fälle, in denen ein solches pendulierendes Merkmal auf einem bestimmten Zustand einigermaßen fixiert und konstant vererbt wird und so zu einem allerdings nicht immer zuverlässigen Art- oder wenigstens Rassemerkmal werden kann: so z. B. die Neigung zur Ausbildung von Becherkronen, die Neigung zur Ausbildung komplizierter Kronen durch weitere Gabelung der sonst einfachen Gabelenden am Endsproß und Wolfsproß . . . in der Tat gehört auch der einfach bleibende Wolfsproß hierher. Solche Formen können aber leicht an ganz verschiedenen Örtlichkeiten völlig unabhängig voneinander sich ausbilden, aber auch . . . ebenso leicht verschwinden, wenn nicht durch Isolierung oder besondere äußere Lebensbedingungen die Fixierung solcher Merkmale ermöglicht wird und zu einer Rassenbildung führt, was dann auch gewöhnlich noch von anderen Merkmalen begleitet wird.“

12. Gelegentlich sind immer wieder Stimmen laut geworden, die das Geweih in der Formgebung für stark umweltbedingt halten. In neuerer Zeit wird diese Ansicht besonders durch v. KOBYLINSKI vertreten (1932). Er sieht den Einfluß der „Scholle“ als überragend über alle Kräfte der Vererbung an, eine Vorstellung, die aus der Tierzucht wohlbekannt ist. Er sagt z. B.:

„Vor mehr als 50 Jahren setzte GRAF MIRBACH-SORQUITTEN in seinem herrlichen, in Masuren gelegenen Revier Rotwild aus. Das Kahlwild stammte z. T. aus dem russischen Hofjagdrevier Spala. Der Hirsch, auf dem sich der ganze Wildstand aufgebaut hat, war ein kleiner Hirsch aus dem Potsdamer Wildpark. Aus dieser Mischung entstand sehr bald ein bodenständiger Stand von einer Einheitlichkeit. . . . Die Einwirkungen der Scholle machten sich in kürzester Zeit bemerkbar. Es ist meine Überzeugung, daß, wenn man den Sorquitter Wildstand bis

auf das letzte Stück abschösse und dann neues Wild aussetzte, das aus allen Revieren des deutschen Reiches stammt, in kürzester Zeit bei sachgemäßer Hege wiederum ein Stand vorhanden wäre, so einheitlich und so stark, wie er in der Blütezeit von Sorquitten dort zu finden war. Die Geweihe dieses neuen Wildstandes, der mit dem alten nicht verwandt wäre, würden auf ein Haar denen des abgeschossenen Standes sehr bald wieder gleichen."

In diesem Zusammenhang muß noch einer Bemerkung des Engländers W. Winans (1913) gedacht werden, der Kreuzungszüchtungen von europäischem Rotwild, Altaihirsch und Wapiti betrieb. Er sagt:

„Merkwürdigerweise macht sich bei meinen [reinblütig gezogenen d. V.] Wapiti die Tendenz bemerkbar, nach einigen in England gezüchteten Generationen das Geweih wie Rothirsche aufzusetzen."

Diese Veränderung zeigte sich fast ausschließlich im Kronenbau. Hier hätte also, falls nicht ein Beobachtungsfehler vorliegt, die Umwelteinwirkung sich als überragend erwiesen.

Die Autoren 11 und 12 messen also inneren oder äußeren modifizierenden Kräften einen starken Einfluß auf die Ausgestaltung zu und der Erblichkeit der Merkmale nur eine geringe oder gar keine Bedeutung.

B. Fragestellung.

Wenn man — als Jäger oder Zoologe — vor der Aufgabe steht, sich an Hand der Literatur eine Vorstellung der Tatsachen zu bilden, so zeigt sich eine sehr große Unsicherheit und widerstrebende Vielheit der Ansichten, die in der Praxis der Jagd und Hege und ebenso bei wissenschaftlicher (paläontologischer und systematischer) Arbeit als gleich störend empfunden wird. Sämtliche theoretisch nur denkbaren Deutungen sind, wie oben dargelegt, vertreten worden. Eine einigermaßen begründete Vorstellung über Bauplan und Formbildung der Geweihkrone — die nichtsdestoweniger in der Systematik eine bedeutende Rolle spielt — besitzen wir bisher nicht.

Nachdem die Problemstellung bei mir zuerst von der Paläontologie und Stammesgeschichte des Rothirsches ausgegangen war, erhielt sie später folgendes selbständige Gewand:

Ist der Formenreichtum der Geweihkrone zu erklären
- als zufälliges Ergebnis variierenden Wachstums auf Grund eines einheitlichen Bauplanes,
- oder als Ergebnis der Kreuzung zweier heterozygoter Ausgangsformen,
- oder als Merkmal zweier nebeneinander lebender Formen des Rothirsches,
- oder als geographisch gebundenes Rassekennzeichen,
- oder als Ausdruck vererblicher Familienähnlichkeiten,
- oder als Resultat von Umweltfaktoren?

Zusammengefaßt:

L ä ß t s i c h d i e v i e l g e s t a l t i g e G e w e i h k r o n e v o n *C. el.* L. a u f e i n e e i n h e i t l i c h e G r u n d f o r m z u r ü c k f ü h r e n o d e r n i c h t? W e n n j a, w i e s i e h t d i e s e a u s?

II. Das Prinzip des Kronenaufbaues.

Mit alleiniger Ausnahme derjenigen von DÖDERLEIN (1927) fußen sämtliche Arbeiten auf der vergleichenden Analyse mehr oder weniger großer Sammlungen (besonders SENFF, MEYER, MATSCHIE, SALLAČ, BLEY). Die Vielheit der sich widersprechenden Ergebnisse beweist, daß diese Methode nicht zum Ziele führt. Das Resultat der Untersuchungen war in seinem Wesen bereits bestimmt durch die Voraussetzungen, von denen die Bearbeiter ausgingen: Erblichkeit oder nicht, Umweltbedingtheit oder nicht, Homozygotie oder Heterozygotie der Art usw. I n e i n e r g e n ü g e n d r e i c h h a l t i g e n S a m m l u n g k a n n m a n a b e r d i e v e r s c h i e d e n e n F o r m e n s t e t s i n e i n e r s o l c h e n W e i s e o r d n e n, d a ß s i c h R e i h e n j e d e r b e l i e b i g e n K o m b i n a t i o n e r g e b e n, d i e a l s B e w e i s f ü r j e d e d e r o b e n g e n a n n t e n A n s c h a u u n g e n h e r a n g e z o g e n w e r d e n k ö n n e n. Daß dies so ist, zeigt die Durchsicht der oben angeführten Arbeiten.

Es mußte also ein besserer, d. h. objektiverer Weg gesucht werden. Er fand sich, wie ich glaube, in der A n a l y s e v o n A b w u r f r e i h e n e i n z e l n e r Hirsche, sowie in dem Vergleich der b e i d e n K r o n e n e i n z e l n e r Geweihe. Dadurch wird der Fehler der willkürlichen Sortierung vermieden. Eine Bearbeitung von Geweihsammlungen auf Grund der nunmehr gewonnenen Erkenntnisse mußte das Bild vervollständigen.

A. Die Ontogenese des Geweihs.

Dazu sind einige grundsätzliche Bemerkungen erforderlich. Wie ist die Entwicklung der Form des Hirschgeweihs, das ja in ständig veränderter Gestalt vom Körper jährlich neu gebildet wird, zu verstehen? Handelt es sich um eine Metamorphose wie bei den Amphibien oder den Insekten? Ist das junge Geweih eine „Larvenform“ des reifen mit grundsätzlich anderem Aufbau? Sicherlich nicht! Die Ontogenese des Geweihs zeigt eine kontinuierliche Entwicklung. Ihr liegt auf jeder Lebensstufe dieselbe Erbformel zu Grunde: Im Stadium des Spießers oder des Sechsers sicherlich genau dieselbe wie im Stadium des kapitalen Kronenhirsches und schließlich auch im Stadium des senilen, zurückgesetzten „Kümmerers“. Wir müssen an dieser Stelle der morphologischen Analyse eine physiologische Überlegung einschalten, ohne die das Verständnis des ganzen Problems nicht möglich ist.

Das Geweih ist ein luxurierendes Gebilde des Organismus, das Ergebnis eines Überschusses des laufenden Stoffwechsels. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Beziehungen näher einzugehen; folgende Andeutungen mögen genügen.

Der Kopfschmuck, der sich ja jährlich neu bildet, wirkt als Stoffwechselventil. In Zeiten geschwächter Kondition, bei Krankheit oder dergl., ebenso bei herabgesetztem Nahrungsumsatz durch die Ungunst äußerer Bedingungen spart der Organismus zunächst am Wachstum des Bastgeweihs, wodurch der Betriebsstoffwechsel der lebensnotwendigen Organe natürlich entsprechend geschont und weniger in Mitleidenschaft gezogen wird. In diesen Fällen kann ganz unvermittelt das Geweih eines Jahres an Endenzahl und Masse stark zurückbleiben und sogar zur Kümmerform herabsinken. Andererseits äußert sich heraufgesetzter Umsatz infolge besonders gesteigerter Lebensenergie oder infolge besonders günstiger Ernährungsbedingungen usw. in einem besonders kräftigen Luxurieren des Geweihs, m. a. W. der Stoffwechselüberschuß wird in den Kopfschmuck abgeleitet, der damit wiederum seinen Charakter als Ventil beweist. Der biologische, besonders der sexualbiologische Zusammenhang ist klar: Das Geweih wirkt nicht nur als Waffe, sondern zweifellos schon als Ornament (sowohl positiv erregend auf das weibliche Geschlecht, als negativ abschreckend auf die männlichen Nebenbuhler), da es ja der direkte Ausdruck der Lebenskraft, Körperkraft und Gesundheit des Organismus ist. Es reiht sich also in dieser Hinsicht in eine Linie mit unendlich vielen entsprechenden sekundären Geschlechtsmerkmalen vieler Tierstämme, seien es nun Brunftfarben der Fische, Hochzeitskleider der Vögel, Sexualornamente der Insekten usw.

Die Auffassung als Stoffwechselventil macht nun auch das ontogenetische Verhalten des Geweihs verständlich. Solange der Körper während der Kindheit und Jugend selbst noch im Wachsen ist, wird der Stoffumsatz neben dem laufenden Betriebe in hohem Maße für den Aufbau des Organismus benötigt. Selbstverständlich ist schon im Spießerstadium des zweiten Lebensjahres der Erbkomplex des Geweihs genau so vorhanden und genau so wirksam wie im reifen Alter. Da der Bildungssaum der Rosenstöcke während des Kolbenwachstums aber gewissermaßen eine schwächere Affinität zum Stoffwechsel besitzt, wird auch die Erbanlage nur unvollkommen realisiert! In demselben Maße, wie der (cytoplastische) Baustoffwechsel mit höherem Alter sinkt und der (funktionelle) Betriebsstoffwechsel die freiwerdenden Überschüsse aufnimmt, können diese zum Geweihwachstum verwandt werden; dabei nehmen sie eine Mittelstellung zwischen cytoplastischem und funktionellem Stoffumsatz ein. So erreicht der Hirsch schließlich erst dann die Höhe seiner jährlichen Geweihausbildung, wenn er anatomisch und auch physiologisch voll erwachsen, d. h. zur Ruhe gekommen ist.

Aus dieser Überlegung ergibt sich, daß eine Endstufe der Geweihbildung nach Endenzahl beim Rothirsch kaum gegeben werden kann. Das ist entscheidend bei der Beurteilung der Kronenbildung. Ich glaube, man kommt den Tatsachen am nächsten mit folgender Formulierung: Ist schon das Geweih als solches ein luxurierendes Gebilde, so ist die Krone in ihm wiederum

der am meisten luxurierende Teil. Die erbliche Fixierung ihrer Form ist weit labiler und schwächer als bei den basalen Sprossen. Die kronenlosen Geweihe vieler Hirsche armer Standorte sind also als echte Kümmerformen anzusehen, die die erblich gegebenen Anlagen selbst im reifen Alter nicht verwirklichen konnten, ebenso wie alle Jugendstufen nur als phänotypische Mangelformen des Genotyps gelten dürfen. Umgekehrt sind die 20- und 30-endigen Kronen, die man durch Kraftfuttergaben künstlich erzielen kann, echte Hypertrophieen, da für die einzelnen Sprossen ein entsprechender spezieller Erbfaktor überhaupt fehlen dürfte. Das gilt nicht nur für Gatterhirsche, sondern sinngemäß ebenso für natürliche Verhältnisse. Tatsächlich werden Ansatzpunkt, Stellung, Richtung, Biegung usw. der Kronenenden, beginnend bei der dreiendigen Zwölferkrone, mit steigender Endenzahl immer schwankender und schließlich völlig regellos.

Diese schwierigen Verhältnisse können nur dann einem praktischen Verständnis geöffnet werden, wenn es gelingt, das leitende und allen gemeinsame Prinzip des Kronenaufbaus zu finden. Das ist, wie ich glaube, am objektivsten durch Rückwärtsverfolgung vollständiger Abwurfreihen möglich, denn auch bei der verwickeltsten Krone muß sich der Grundriß erkennen lassen, wenn man ihre ontogenetischen Stufen vergleicht. Es war also entsprechendes Material zusammenzusuchen. Die vorgelegten und im Folgenden besprochenen Bilder sind die Auswahl einer größeren Anzahl bearbeiteter Stangenreihen; behandelt ist der Fragestellung entsprechend nur die Krone.

Abb. 7. Vier aufeinander folgende Abwürfe eines Hirsches aus dem Reinhardtswald bei Hann.-Münden. („Lehrschau Rotwild" der Internationalen Jagdausstellung Berlin 1937). Der Vergleich ergibt folgendes: Aus der Endgabel der Stange ganz links entwickelt sich die Krone dadurch, daß der hintere Sproß der Endgabel sich teilt. Diese Teilung rückt im Laufe von drei Jahresabwürfen immer mehr in die Tiefe vor und erreicht schließlich den Grund der Endgabel selbst, so daß bei der letzten Stange drei Enden aus einem Punkt entspringen. — Wichtig ist, daß die Teilungsebene der letzten Spaltung auf der Teilungsebene der Endgabel ungefähr senkrecht steht, wodurch die nun entstehende Krone nicht — wie beim Wapiti — eine flächenhafte, sondern eine räumliche Anordnung erhält.

Abb. 8. Drei Abwürfe eines Schorfheidehirsches („Lehrschau Rotwild" der Internationalen Jagdausstellung Berlin 1937). Es zeigt sich, daß die Entwicklung von der rechten Zehnerstange mit Endgabel zum mittleren Zwölferabwurf derjenigen der Abb. 7 durchaus entspricht: Durch Spaltung des hinteren Endgabelastes entsteht eine dreiendige Krone, die in dieser Form beim Rothirsch überaus häufig, ja geradezu herrschend ist. Wir werden noch sehen, daß etwa drei Viertel aller Zwölferkronen so gebaut sind. Die nächste Stufe — der Abwurf ganz links — zeigt nun aber nicht ein Herabrücken der Spaltung bis auf den „gemeinsamen Sproßpunkt", wie bei Abb. 7

rechts, sondern unter Beibehaltung des deutlich zweiteiligen Kronengrundrisses nunmehr durch Spaltung des vorderen Endgabelastes die Bildung einer typischen „Doppelgabelkrone“. Die Identität der Sprossen an den verschiedenen Abwürfen ist ganz einwandfrei. Dieser Typ der vierendigen Krone macht über die Hälfte aller vorkommenden Fälle und möglichen Formen aus (s. u.).

Die Abwurfserien der Abb. 7 und 8 zeigen — als Beispiele einer großen Zahl untersuchter Fälle mit stets wiederkehrendem Ergebnis —, daß die Rothirschkrone in ihren einfachsten Formen auf einem zweiteiligen Grundriß beruht, da zunächst der hintere, dann auch der vordere Ast der ursprünglichen Zehner-Endgabel (jede für sich) die Basis für die weitere Endenvermehrung abgeben. Es handelt sich dabei um eine Spaltung zweiten Grades, da sie nicht an der Stange ansetzt, sondern an den beiden oberen Gabelenden. Sie ist gekennzeichnet durch ihre Lageebenen, die auf derjenigen der übrigen Stangensprossen und der Endgabel selbst senkrecht steht.

Abb. 9. Drei Abwürfe aus dem Kauffunger Wald bei Kassel. („Lehrschau Rotwild“ der Internationalen Jagdausstellung Berlin 1937). Die Entwicklung geht jedoch keineswegs immer einen so leicht übersehbaren Weg. Es kommt vor, daß auf die Endgabel als nächster Jahrgang direkt eine Zwölferkrone nach dem Schema der „drei aus einem Punkt entspringenden Sprossen“ folgt, so wie bei Abb. 9 links und vor allem bei dem mittleren Stück. Diese Krone entspricht genau dem alten Idealtyp der becherartigen Zwölferkrone. Kein Bearbeiter würde bisher gezögert haben, sie als schlagendes Beispiel dafür anzuführen, daß die Rothirschkrone eine Einheit darstellt, die aus „mindestens drei gleichwertigen aus einem Punkt entspringenden“ Sprossen gebildet wird. Das wäre der „Viersprosser“ nach Bley, der dreiteilige Grundtyp nach Senff usw. Der Abwurf rechts wurde bisher, da man mit diesen Formen unter den angenommenen Voraussetzungen nichts anfangen konnte, schlechthin als „ausgezogene Zwölferkrone“ bezeichnet und als solche hingenommen. Abb. 9 zeigt in Verbindung mit Abb. 7 ausgezeichnet, wie labil der „ideale, dreifingerige Bechertyp“ in Wirklichkeit ist. Während die Abb. 7 zu der Meinung verleiten könnte, daß es sich um eine regelmäßige Entwicklung mit dem Ziel der Becherkrone handele, zeigt Abb. 9 — als Beispiel vieler Fälle —, daß diese Entwicklung auch rückwärts verlaufen kann, m. a. W., daß es sich nicht um eine Entwicklung, sondern um ein jährliches Variieren des Individuums handelt. Der Typ der becherartigen Zwölferkrone, wie ihn Abb. 9, Mitte, zeigt, besticht zweifellos durch seine vollendete Form und die ästhetische Schönheit seiner Ausgeglichenheit, die zugleich mit Stärke und Langendigkeit verknüpft zu sein pflegt. Es läßt sich gut verstehen, daß eine hirschgerechte Jägerei ihn früher so gut wie heute als Idealform empfand und hinstellte. Der Keim der Mißverständnisse wurde aber gelegt, als diese zunächst rein jagdästhetische Bewertung später

ins Formale übertragen und von der Zoologie in die Systematik und Genetik übernommen wurde, ohne daß die erbliche Konstanz des auf diese Weise geprägten Typs nachgeprüft worden wäre. Die becherartige Krone der Abb. 7, rechts, und 9, Mitte, erweisen sich nun nicht mehr als Normalform, sondern vielmehr als seltener Grenzfall, der durch das besonders tiefe Vortreiben der Sekundärspaltung der Endgabel eine Gleichwertigkeit der drei Sprossen vortäuscht, die in Wahrheit nicht besteht. Es sei festgehalten: Der Bauplan der Rothirschkrone erweist sich beim Vergleich von Abwurfserien als zweiteilig!

Wird diese Regel auch bei der weiteren Endenvermehrung eingehalten?

Abb. 10. Fünf Abwürfe eines Hirsches aus dem Revier Zillbach in Thüringen. („Lehrschau Rotwild“ der Internationalen Jagdausstellung Berlin 1937). Die Serie beginnt von links mit einer normalen Doppelgabelkrone, deren Entstehung und Bauplan nach Abb. 8 nicht mehr zweifelhaft sein kann. Man erkennt ganz deutlich, wie sie durch Spaltung der beiden Endgabeläste entstanden ist Die weitere Endenvermehrung verwischt den Grundriß etwas, da besonders beim dritten und vierten Abwurf die beiden Kronenteile aneinanderrücken; erkennbar bleiben die genetischen Zusammenhänge innerhalb der Reihe aber durchaus. Es ist wichtig, daß die Zunahme der Sprossenzahl ausschließlich an der hinteren Kronenhälfte erfolgt, während die vordere als Gabel fast unverändert erhalten bleibt. Hier variiert lediglich die Tiefe der Spaltung und ist gerade beim letzten und stärksten Abwurf am geringsten. Wir finden hier abermals den Satz bestätigt, daß sie in hohem Maße von irgendwelchen modifizierenden Kräften abhängig ist, deren Wirkungsweise wir nicht kennen. Es ergibt sich dabei genau wie im Prinzip bei Abb. 9, daß die Teilungstiefe dafür verantwortlich ist, ob die beiden Kronenteile zusammenstoßen und dann äußerlich den Eindruck der Einheitlichkeit erwecken. — In der hinteren Kronenhälfte zeigt sich deutlich der luxurierende Charakter der Geweihkrone in der starken Variabilität der Sprossenbildung, die das Wirken spezifischer Gene nicht oder nur schwach erkennen läßt. — Es zeigt sich an diesem Hirsch neben dem allgemeinen Grundriß noch ein besonderes Prinzip, das schon an den Abb. 7—9 erkennbar war: das Überwiegen des hinteren Kronenteils an Masse und Endenzahl. Von dieser Regel gibt es nur wenige Ausnahmen.

Abb. 11. Fünf Abwürfe eines Schorfheide-Hirsches („Lehrschau Rotwild“ der Internationalen Jagdausstellung Berlin 1937. Die Aufnahme ist etwas schräg genommen, wodurch die stärkeren Jahrgänge der linken Seite verkleinert erscheinen). Man sieht bei diesem Photo halb von oben in die Krone hinein; dabei werden die Zusammenhänge besonders klar. Die Stange ganz rechts zeigt eine dreiendige Krone, bei der sich jedoch im Gegensatz zu Abb. 7—9 der vordere Endgabelast zuerst geteilt hat. Der hintere zeigt lediglich an seiner Spitze eine leichte Teilungsanlage, die jedoch erst beim

nächsten Jahrgang, einer normalen Doppelgabel, verwirklicht wird. Der vorletzte Abwurf beweist, wie weit die Labilität der erblichen Veranlagung geht: der hintere Kronenteil ist wieder einfach geblieben wie beim ersten Abwurf ganz rechts, der vordere jedoch ist nun durch eine Spaltung dritten Grades sogar dreiteilig geworden. Die letzte Stange endlich realisiert noch einmal die Teilung des hinteren Kronenstücks wie beim zweiten und dritten Abwurf. — Nimmt man diese letzte Krone für sich allein, so ist es ganz ausgeschlossen, einen Bauplan zu erkennen. Die Korbform scheint die alte Definition (s. o.) zu rechtfertigen. Man kann aber nicht wissen, ob dieser Hirsch uns in den nächsten Jahren nicht mit ganz neuen Formen überrascht, deren Herkunft nur durch Vergleich der ontogenetischen Stufen erkennbar sein würde.

Abb. 12. Vier Abwürfe aus dem Revier Zillbach in Thüringen. („Lehrschau Rotwild“ der Internationalen Jagdausstellung Berlin 1937). Die Entwicklung von links nach rechts bis zum dritten Abwurf zeigt gegen die vorigen nichts grundsätzlich Neues. Hier ist die Zweiteilung der Krone wohl erhalten, da die Spaltung des hinteren Kronenteils auf der Mitte Halt macht. Wiederum überwiegt die Endenzahl im hinteren Teil. Das letzte Stück zeigt nun aber ein sehr wichtiges Verhalten. Nachdem schon in der vorletzten Krone das zweite Ende des Kronenvorderstücks sehr schwach entwickelt gewesen war, verschwindet es in der letzten völlig! Während das Kronenhinterstück in regelloser, hypertrophierender Sprossenvermehrung vier Enden ausbildet, bleibt das Vorderstück einfach und ungeteilt, wie es in der Endgabel der Zehnerstufe schon einmal gewesen war. Hier haben wir plötzlich den „Wolfsproß“ des „Marals“, der in der Literatur eine so große Rolle spielt. Vergleiche Abb. 2 c! Der Abbildung ist wohl nichts mehr zuzusetzen. Wir kommen auf die Kronentypen und die „Wolfsprosse“ unten noch zurück. — Diese Beispiele lassen sich beliebig vermehren.

Als Ergebnis der Analyse der Abb. 7—12 läßt sich Folgendes zusammenfassen.

Die Rothirschkrone — auch die vielendige, komplizierte und unübersichtliche Kapitalkrone — besitzt einen zweiteiligen Aufbau. Genetisch ist sie daher in ein Kronenvorderstück und ein Kronenhinterstück zu trennen, die durch Aufspaltung der beiden Äste der Zehner-Endgabel entstehen, wobei das hintere im allgemeinen vorauseilt und überwiegt.

Dabei ist schon jetzt Folgendes wohl zu bemerken:

Derselbe Hirsch, der einmal seine Krone in stark auseinandergezogener, deutlich zweiteiliger Gestalt ausbildet, bei dem sich Kronenvorderstück und Hinterstück deutlich abheben, da die Sproßbildung des letzteren erst auf einem „Stiel“ erfolgt, rückt ein anderes Mal die beiden Kronenkomponenten so eng aneinander, daß sie äußerlich als einheitliches, geschlossenes

Gebilde erscheinen. Wir sehen den Fall der Zwölferkrone, die meist „ausgezogen“, hin und wieder aber auch „ideal becherartig“ geformt ist, auch auf die vielendigen Kronen ausgedehnt und verallgemeinert. Daß die Trennung beider Kronenteile äußerlich erkennbar bleibt, ist also kein stabiles Merkmal, ist nicht einmal individuell festgelegt, sondern unterliegt offenbar äußeren oder inneren, jedenfalls wechselnden Einflüssen. Dadurch, daß der Stiel des Hinterstücks stärker wird und sich aufrichtet, kann er sogar äußerlich zu einer Fortsetzung, zu einem Teil der Geweihstange werden, wie bei dem Hirsch der Abb. 12.

Die Verfolgung der Ontogenese der Geweihkrone vermittelte die Einsicht in das Prinzip des Aufbaus. Die beiden noch übrig bleibenden Methoden: Vergleich der beiden asymmetrischen Kronen eines Geweihs und Vergleich der Kronen größerer Geweihsammlungen werden auf diesem Prinzip aufbauen.

Mehrere der in der Literaturangabe besprochenen Theorien lassen sich jetzt nicht mehr halten. Es handelt sich:

1. um die — älteren Autoren folgende — Darstellung HILZHEIMERS von der Einheit der Krone. (S. a. Abb. 1),
2. um die Ansicht SENFFS von der dreisprossigen Grundform aller vielendigen Kronen,
3. um die entsprechende Theorie von SCHÄFF und
4. um den Viersprosser von BLEY, der dem eigentlichen Edelhirsch von HILZHEIMER entspricht.

B) Vergleichende Analyse des asymmetrischen Kronenbaues beider Geweihstangen.

Es gibt sehr wenige Geweihstangen, deren beide Kronen man als symmetrisch bezeichnen kann. In der Regel ähneln sie sich zwar in der großen äußeren Erscheinung, im „Schwung“ der Enden und in ihrer allgemeinen Stellung, so daß sie als zusammengehörig erkennbar sind, weichen jedoch in sehr vielen gröberen und feineren Einzelheiten voneinander ab. Die vergleichende Analyse dieser Differenzen gibt in manchen Fällen Gelegenheit zu wichtigen Schlußfolgerungen. Die Berechtigung zu dieser Methode ergibt sich aus folgender Überlegung.

Wie oben erläutert, wird die ererbte Geweihform nur dann vom Organismus realisiert, wenn eine Reihe von Voraussetzungen erfüllt sind, und zwar in einem ganz bestimmten Ausmaß, vor allem: Lebensalter, Kondition und Nahrung als die Hauptbedingungen der Stoffwechselbilanz. Andernfalls bleibt das Geweih auf einer entsprechend gehemmten Ausbildungsstufe stehen. Wie sollen aber danach die Asymmetrien beider Stangen eines Jahrgangs erklärt werden? Einige Zoologen nehmen an, daß jede der unendlich vielen Formvariationen des Geweihs erblich bedingt sei und sehen in jedem Einzelmerkmal („vierte Sprosse einfach“ oder „vierte Sprosse geteilt“;

„Kronenoberteil gestielt“ oder „Kronenoberteil sitzend“ usw.) die Wirkung eines entsprechenden Gens. Sie vertreten außerdem die Anschauung, daß jede Geweihstange ihren eigenen Erbgang besäße, selbständig und unabhängig von der anderen mendele und daher eine nur ihr eigene Kombination von Erbfaktoren besäße. Entsprechend erklären sie die Asymmetrien des Geweihs.

Es handelt sich hier also zunächst um die grundsätzliche Frage, ob die Formgebung der beiden Geweihstangen von einer Erbformel gesteuert wird oder von zweien. Nach allem, was wir wissen, muß angenommen werden, daß das Prinzip der Vererbung allgemein-gültig ist. Es ist nicht wahrscheinlich, daß z. B. die Augenfarbe oder Ohrenform beidseitig vererbt wird, die Geweihform jedoch einseitig. Nun ist ganz zweifellos von einem getrennten Mendeln der Körperseiten in tausend Fällen nichts zu merken. Es sind nur einige wenige Fälle bekannt geworden, daß Bastarde in einzelnen Merkmalen asymmetrisch waren. Diese Fälle sind jedoch erklärbar. Es liegt kein Grund vor, die tausendfältige Erfahrung der totalen Vererbung durch wenige Sonderfälle umzustoßen. Ganz exakt zu klären wäre das Problem nur durch die Analyse eineiiger Zwillinge. Dafür besteht beim Rothirsch allerdings keine Hoffnung. C. Kronacher schrieb mir dazu:

„Beim Rind liegen die Dinge so, daß tatsächlich die beiderseitige gleichartige Hornbildung eines der besten körperlichen kennzeichnenden Merkmale für die Erbgleichheit beider Tiere bildet. Es ist mir noch kein als eineiig anzusprechendes Zwillingspaar beim Rind vorgekommen, bei dem nicht gerade die Hornbildung nach den verschiedensten Richtungen weitgehende Gleichartigkeit aufgewiesen hätte. Bei der Geweihbildung liegen ja nun die Dinge, besonders hinsichtlich der äußeren Einwirkungen, erheblich anders, aber man darf doch wohl hier den Analogieschluß ziehen, daß die Veranlagung auch hier eine beidseitig gleichartige ist“.

Wenn man sich vor Augen hält, daß es sich um ein fundamentales Gesetz handeln muß, das — denkt man an die Mechanik der Vererbung im Kern — allgemeine Gültigkeit haben dürfte, dann besteht kein Grund zu der Annahme des einseitigen Erbganges gerade für das Geweih. Dazu kommt, daß sich die Asymmetrien formal genau in dem Rahmen halten, in dem auch die individuelle Geweihentwicklung sich bewegt. Man kann also mit genügender Berechtigung annehmen, daß — da das Lebensalter in diesem Falle ausscheidet — feinste physiologische Unterschiede der beiden Körperseiten, vor allem wohl kleine Verschiedenheiten im Maß der Ernährung d. h. in der Weite der ernährenden Blutgefäße (Rhumbler 1911), dafür verantwortlich sind, daß die Annäherung an das Bild der Erbformel nicht von beiden Geweihstangen in genau gleichem Ausmaß erreicht wird.

Außer diesen Hemmungs- oder Mangelerscheinungen werden wir aber im Teil III — genau wie auch bei der Ontogenese des Geweihs — Unter-

schiede kennen lernen, die bisher vielfach als streng erbliche Merkmale rassischer oder gar artlicher Natur angesehen wurden, die sich aber nun, da man sie am einzelnen Individuum nachweisen kann, als rein somatische Abweichungen herausstellen, deren physiologische Gründe für uns bisher im Einzelnen nicht erkennbar sind.

Abb. 13. Der Hirsch, ein Ostpreuße aus der Johannisburger Heide, trägt rechts die Eissprossenzehnerstange mit der Endgabel, die sich schon bei den Abwurfreihen als Ausgangsform der Krone herausstellte. An der linken Stange hat er die Krone gebildet, und zwar in der als normal erkannten Weise durch quergestellte Spaltung des hinteren Astes der Endgabel. Es wäre müßig zu erörtern, ob man die rechte Stange als gehemmt gegen die linke annehmen soll oder die linke als frühreif gegen die rechte. Es genügt zu sagen, daß die Annäherung an die erbliche Reifeform rechts noch nicht so weit gediehen ist wie links. Hierfür die Gründe zu suchen, die nicht äußere sein können, sondern im Innern des Organismus liegen müssen, ist nicht der Zweck dieser morphologischen Arbeit. Es genügt zu zeigen, daß auch der Vergleich asymmetrischer Kronen über den Bauplan Auskunft geben kann. Welche Enden rechts und links einander entsprechen, ist ganz zweifelsfrei: die beiden Kronenvorderstücke sind einfach, ungeteilt, sie stehen beide stark auswärts. Die Hinterstücke unterscheiden sich nur dadurch voneinander, daß ihre Spaltung rechts durch eine quere Abplattung sowie durch eine schwache Leiste an der äußeren Seite und eine geringe Abbiegung nach innen nur angedeutet ist, während links die Teilung wenigstens bis zur Hälfte durchgeführt ist.

Abb. 15. Ein Hirsch aus der Neumark. Er führt uns unter Benutzung derselben Vergleichsmethode ein Stück weiter. Die Spaltung des Hinterstückes und damit die Zwölferstufe des Geweihs ist auf beiden Seiten erreicht. Wieder ist — quer zur bisherigen Richtung der Sprossen — das hinterste Ende gegabelt. Links beträgt die Spaltung nur etwa ein Drittel, rechts ist sie bis auf den Grund der Endgabel durchgeführt. Damit ist hier als Grenzfall (s. o.) die „Ideal- und Normalform" der Zwölferkrone verwirklicht. Durch den Vergleich beider Kronen sind wir in den Stand gesetzt, die innere Wertigkeit der drei scheinbar gleichwertigen (nach Senff's Meinung unbedingt und stets gleichwertigen) Kronenenden der rechten Stange zu erkennen: nach vorn/außen steht das noch ungeteilte Vorderstück, nach hinten/innen das völlig aufgespaltene Hinterstück.

Abb. 16. Ein Ostpreuße aus der Johannisburger Heide, in der Ansicht von oben. Diese Bildebene ist zwar ungewohnt, aber dafür für unsere Zwecke umso anschaulicher. Rechts trägt er eine sehr wohlgestaltete starke Viererkrone, die äußerlich der Abb. 11 links ähnlich ist. Es wäre jedoch nicht möglich zu entscheiden, wo die Trennungslinie zwischen Vorderstück und Hinterstück zu ziehen ist. Es wäre denkbar, daß der nach vorn/außen

gerichtete Sproß als Vorderstück den drei übrigen Sprossen genetisch gegenübersteht. Hier klärt jedoch der Vergleich mit der linken Geweihstange jeden Zweifel. Das Kronenhinterstück ist beiderseitig klar zu identifizieren: links als abgeplatteter (also die Teilungstendenz verratender), jedoch noch einfach gebliebener Hintersproß der Endgabel, während rechts die Teilung schon etwa bis zur Hälfte realisiert ist. Dasselbe beim Vorderstück: links ist der Vordersproß der Endgabel nur an der Spitze ein wenig eingekerbt, rechts ist die Einkerbung bis auf die Wurzel vorgetrieben.

An dieser Stelle ist es notwendig, zur Vervollständigung der Methode kurz zu erläutern, in welcher Weise beim Geweih eine Stangen- oder Sprossenbildung, überhaupt jede Teilung vor sich geht. Wie schon Hoffmann (1901) und Rhumbler (1911) dargetan haben, ist jede Teilung im Prinzip dichotom: von der verlängerten Mittelachse der Stange (Abb. 17) weichen beide Tochtersprossen gleichweit nach rechts und links ab. Ich füge noch hinzu: befand sich die Stange in einer Krümmung, so kann auch diese von den Tochtersprossen in manchen Fällen eingehalten werden (Abb. 17b).

Diese Verhältnisse sehen wir an dem Ostpreußenhirsch (Abb. 16) sowohl im Hinterstück wie im Vorderstück genau verwirklicht. Zieht man sich an der Viererkrone die theoretischen Mittelachsen zwischen den zusammengehörigen Sprossen, so entsprechen diese Linien in Richtung und Krümmung genau der linken, noch „juvenilen“ Bildung. Besonders instruktiv ist in dieser Beziehung das Vorderstück wegen der links schon angedeuteten Einkerbung.

Es ist nach Hoffmann und Rhumbler später behauptet worden, daß das Maß der Abweichung bestimmt würde durch das Stärkeverhältnis der beiden Tochtersprossen. Je mehr die eine über die andere dominiere (Abb. 17c und d), desto geringer sei ihre Abweichung. Bei oberflächlicher Betrachtung von Abb. 17c kann man dies auch glauben, wenn man die Hauptachse, dem stärkeren Teilungsast folgend, als schräg nach rechts aufwärts gehend annimmt. Sieht man genau hin, dann stellt sich diese Deutung als falsch heraus. Die schematische Abbildung erläutert dies. Dasselbe gilt für Abb. 17d. Als besonders schlagenden Beweis pflegt man die Eissprosse anzusehen (Abb. 17e). Sie soll sich nach neuester Ansicht von allen anderen Sprossen grundsätzlich dadurch unterscheiden, daß an ihrer Wurzel der normale Stangenknick fehlt, wie er an der darübersitzenden Mittelsprosse z. B. deutlich sichtbar ist (Abb. 17e: X). Er wird bekanntlich durch die „kompensatorische“ Stangenkrümmung wieder ausgeglichen. Die schematische Zeichnung auf Abb. 17 zeigt jedoch den Fehler. Die kompensatorische Stangenkrümmung über der Augsprosse ist kurz und energisch, weil die Eissprosse sehr dicht über der Augsprosse ansetzt. Dadurch fällt der rechte Tochtersproß, der vermöge seiner Stärke sich als „Stange“ ausweist, in die Hauptrichtung des untersten, gekrümmten Stangenteils. Bei der Stärke und

Dicke der ganzen Hauptstange müssen diese Feinheiten natürlich vollkommen verwachsen und äußerlich verschwinden. So bleibt scheinbar ein gerade gestrecktes Stangenstück übrig, von dessen Achse die schwächeren Sprossen seitlich abzweigen.

Ergebnis: Wenn Vorderstück und Hinterstück sich teilen, so bleiben die Teilungsäste von der gedachten Mittelachse des Muttersprosses gleichweit entfernt. Für die Analyse der Krone ist es jetzt nur erforderlich, die genetische Zusammengehörigkeit der Enden festzustellen; das ist jedoch, wie die Abbildungen zeigen, in manchen Fällen nur möglich durch Vergleich der Abwurfstangen bzw. der ungleichen Kronen.

Jede größere Sammlung enthält genügend Geweihe, mit ungerader Endenzahl der Krone, an denen sich die vorstehend vorgetragenen Verhältnisse prüfen lassen. Stets zeigt sich dasselbe, wie bei der Ontogenese des Geweihs: die beiden Teilstücke der Krone führen bezüglich ihrer Aufspaltung ein „individuelles“ Leben. Ihre Teilungspotenz ist sehr labil und offenbar in hohem Maße von feinen innerorganischen Bedingungen abhängig. Das Hinterstück pflegt in der Aufspaltung dem Vorderstück vorauszueilen. Von einer „Einheit“ der Krone hat sich wiederum ebensowenig etwas feststellen lassen, wie von einer „Gleichwertigkeit“ der drei Enden einer „idealen, becherförmigen“ Zwölferkrone.

C. Statistische Verarbeitung der Reichsjagdausstellung Berlin 1936.

Die Reichsjagdausstellung Berlin 1936 bot willkommene Gelegenheit, noch einmal durch Vergleich einer großen Sammlung — dieser ureigensten Methode der bisherigen Autoren — die Richtigkeit der früheren Anschauungen zu prüfen, im Gegensatz zu ihnen zur Vermeidung subjektiver Vergleichsgrundlagen jedoch auf statistischem Wege.

1. Frage. Ist die dreiendige becherartige (Abb. 18c) Form der Zwölferkrone die „normale“?

Die Auszählung der vorhandenen 122 dreiendigen Kronen zeitigte das Ergebnis der Abb. 18:

a) 88 Stück = 72 % „ausgezogen“, Hinterstück gespalten,
b) 16 „ = 13 % „ausgezogen“, Vorderstück gespalten,
c) 18 „ = 15 % „becherförmig“.

Von einem Normalfall der Becherform kann danach nicht gesprochen werden. Die „Idealform“ des Jägers kann sie weiterhin bleiben, da die tiefreichende Spaltung immer ein Zeichen von kraftvoller Teilungspotenz ist. Sie bleibt aber nach den oben gemachten Erfahrungen ausdrücklich Grenzfall! Wenn man ihre 15 % anteilmäßig verteilt auf a und b, dann ergeben sich etwa

83 % der Kronen als vom Hintersproß der Endgabel und
17 % als vom Vordersproß her entstanden.

Damit bestätigt sich schon an der Zwölfenderkrone auch statistisch der bisherige Eindruck der überwiegenden Teilungspotenz des Hinterstücks.

2. Frage. Wie tief reicht an der Zwölfenderkrone gewöhnlich die Spaltung des Hinterstücks?

Es zeigte sich, daß von der kaum erkennbaren Einkerbung an bis zur Becherform alle Zwischenstufen vorhanden sind, wie Abb. 19 darstellen soll. Sämtliche Stücke der Abbildung sind Geweihen der Ausstellung nachgezeichnet. Von einer Auszählung wurde abgesehen, da ihre Definierung zu ungenau ist. Die einzelnen Stufen waren zu etwa gleichen Teilen vertreten, vielleicht mit einer gewissen Häufung der mittleren.

Auch diese Ergebnisse stehen der klassischen Ansicht, daß die Krone durch Sprossung von Enden an der Wurzel der Endgabel, als „Quirl", als straußartige, verästelte Wucherung aus einem Punkt entstehe, scharf entgegen.

3. Frage: Wie verteilen sich die Sprossen in der vielendigen (vier- und mehrendigen) Krone? (Abb. 4).

Nachdem der Blick für den zweiteiligen Grundriß einmal geschärft war, war es nicht schwer, ihn auch bei vielendigen Kronen zu finden. Es wäre zu erwarten gewesen, daß die Unübersichtlichkeit mit der wachsenden Endenzahl steigen, daß die Deutung umso schwieriger sein würde, je mehr Sprossen das Bild verwirren. Diese Fälle waren jedoch nicht so häufig wie erwartet. Auch ein „Wald von Enden" löst sich in den meisten Fällen in seine Grundform auf.

Zunächst wurden die 117 vier- und mehrendigen Kronen der Ausstellung nach ihrer Endenzahl gruppiert, also alle Vierer-, Fünfer-, Sechser- und Siebenerkronen zusammengefaßt. Innerhalb dieser fünf Gruppen wurden die Stangen nach der Art der Verteilung ihrer Kronensprossen auf Vorder- und Hinterstück geordnet. Für eine fünfendige Krone gibt es z. B. theoretisch vier Möglichkeiten:

	hinterer Kronenteil	vorderer Kronenteil
Fall 1:	4	1 Enden
„ 2:	3	2 „
„ 3:	2	3 „
„ 4:	1	4 „

Dazu kommen noch diejenigen Kronen, die ihre genetischen Formverhältnisse durch Becherbildung verschleiern. In der Zeichnung sind die Typen erstens durch ein schematisches Formbild und zweitens durch einen Zahlenbruch gekennzeichnet. Die oberhalb des Bruchstrichs stehende Ziffer bedeutet

die Anzahl der Sprossen im hinteren Kronenteil, die untere Ziffer die Anzahl im Vorderteil. Demnach bedeutet der Bruch „$^2/_3$“ also eine fünfendige Krone, bei der zwei Enden hinten, drei vorn stehen. Ein Fragezeichen an dieser Stelle deutet ein Geweih an, dessen Endenverteilung nicht genügend sicher erkennbar ist, sowie die Bechergeweihe.

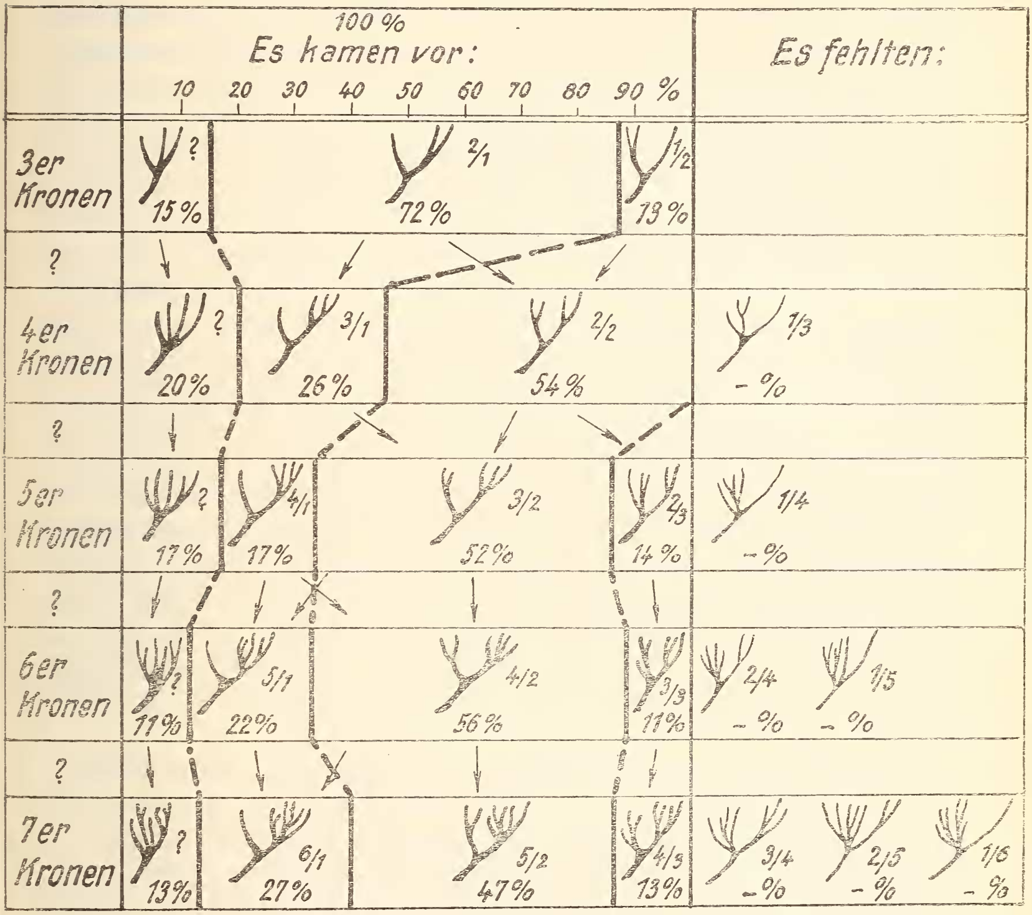


Abb. 4. Kronenformen der Berliner Jagdausstellung 1936.

Aus der Abb. 4 ist Folgendes zu entnehmen:

Der Anteil der becherförmigen oder sonstwie unbestimmbaren Kronen ist gering und nimmt auch mit wachsender Endenzahl merkwürdigerweise nicht zu. Er beträgt zwischen 11 und 20 %. Es liegt die Annahme nahe, daß diese Form der Endenstellung individuelle Eigentümlichkeit ist und sich schon beim jungen Hirsch in der Dreierkrone zeigt. Dies wird sich jedoch (s. u.) nicht bestätigen.

Die Abb. 4 enthält die Symbole sämtlicher theoretisch denkbaren Stellungskombinationen, und zwar so, daß von links nach rechts die Enden-

zahl im vorderen Kronenteil zunimmt, im hinteren abnimmt. Ein senkrechter Trennungsstrich zeigt an, welche Kombinationen in der Ausstellung vorhanden waren und welche fehlten. Dabei zeigt sich sofort, daß alle diejenigen theoretisch konstruierten Fälle nicht verwirklicht waren, die im Kronenvorderteil mehr Enden enthalten als hinten. Eine Ausnahme hiervon bildeten die Typen 1/2 und 2/3. Der erste Blick auf die schematischen Bildsymbole läßt dieser Feststellung schon rein gefühlsmäßig zustimmen. Bildungen, wie sie in der rechten Seite angedeutet sind, gibt es in der Natur nicht. Es ist also festzustellen, daß auch bei den vielendigen Geweihen dieselbe Regel gilt wie bei der Dreierkrone: der hintere Kronenteil besitzt eine stärkere Neigung zur Teilung und Sprossenbildung als der vordere. Es fällt auf, daß die Prozentsätze der Kronen („?"), „x/1", „x/2", „x/3" in gewissem Rahmen konstant sind; das verführt zu der Annahme, daß die Ontogenese etwa in dem Sinne fortschreitet, wie die Pfeile in der Zeichnung anzeigen, d. h. daß die Anzahl der Sprossen im Vorderstück schon frühzeitig erreicht wird und ziemlich konstant bleibt. Es wird sich jedoch später herausstellen, daß hierin im Laufe des Lebensalters Hin- und Rückverschiebungen eintreten können und daß der Weg der Pfeile keineswegs immer eingehalten wird. Selbst die linke Kolonne der mit „?" bezeichneten Becherkronen ist durchaus nicht so in sich geschlossen, wie man nach der Zusammenstellung glauben möchte. Es wird sich noch herausstellen, daß ebensogut eine Becherkrone aus einer Doppelgabelform hervorgehen kann wie etwa eine Krone „3/2" aus einer dreiendigen Becherform. Darüber im Teil III Näheres.

Der Anteil der ?-Formen ist also sehr gleichmäßig, er bewegt sich zwischen 11 und 20 %. Von einem Vorwiegen der Becherform in Mitteleuropa, das ja die Urheimat des reinen Becherhirsches sein soll, ist jedenfalls nichts zu bemerken.

Die Kronen mit einfach gebliebenem Vorderstück sind etwas häufiger, sie machen — abgesehen von 2/1 — etwa ein Fünftel bis ein Viertel der Gesamtmenge aus. Es handelt sich um diejenigen Formen, die als Beweis für den Einschlag von Maralblut in Mitteleuropa angesehen werden.

Die nächste Kolonne umfaßt sämtliche Kronen mit gegabeltem Vorderstück vom Typus x/2. Gut die Hälfte aller vielendigen Kronen ist so aufgebaut. Im Schema habe ich die Gabelung, um die Zeichnung möglichst sinnfällig zu machen, erst in halber Höhe des Vordersprosses ansetzen lassen. Es sei jedoch ausdrücklich bemerkt, daß diese Teilung in sehr vielen Fällen bis tief auf die Hauptstange herabreicht. Die beiden Enden machen dann einen selbständigen Eindruck. Es läßt sich aber an geeigneten Stücken die gemeinsame Herkunft oftmals einwandfrei nachweisen, wie z. B. beim 3. und 4. Abwurf der Abb. 10. Der hintere Kronenteil verhält sich genau wie bei x/1, er vermittelt durch seine freudige Teilungsfähigkeit die Endenvermehrung des ganzen Geweihs.

Von der fünfendigen Krone ab sehen wir schließlich noch einen dritten Typ auftreten: x/3. Der Kronenvorderteil ist hier dreiteilig geworden. 11 bis 14 % aller Geweihe sind so gebaut, ein sehr geringer Anteil. Genetisch dürfte er sich über die Doppelgabelkrone 2/2 aus dem Typ 1/2 herleiten, wie bei dem Hirsch der Abb. 13, der seine Veranlagung zur Sprossenbildung des Kronenvorderteils erweist. Damit hat er allerdings die Grenze seiner Teilungsmöglichkeiten erreicht. Vier Enden in der vorderen Hälfte, also einen Typ x/4, habe ich bisher nicht gesehen. Diese künstlich konstruierten Formen x/4, x/5, x/6 (rechte Bildseite) waren in Berlin nicht vertreten und sind mir auch aus anderen Sammlungen nicht bekannt geworden.

Gegen diese Form der Klassifizierung läßt sich einwenden, daß die Erkennung der aufgestellten Typen nicht immer so sicher sein kann, wie eine exakte Untersuchung es fordern muß. Das ist richtig. So deutlich, wie die Abbildung 4 es vermuten läßt, ist die Trennung der beiden Kronenteile sehr oft nicht. Schwierig wird die Entscheidung über die Zugehörigkeit dann, wenn der hintere Kronenteil nicht mit einem Stiel gegen den vorderen abgesetzt ist, sondern seine Gabelung bis zur Stange herabtreibt. Bis zur echten Becherkrone gibt es hier viele Übergänge, und sicherlich werden die Ansichten über die Erkennbarkeit der genetischen Endenstellung sehr verschieden sein. Alle diejenigen Geweihe, die mir in dieser Hinsicht zweifelhaft erschienen, sind aber in die Spalte „?“ eingereiht. Einzelirrtümer sind trotzdem nicht ausgeschlossen. Die Beweiskraft der Abb. 4 findet also da ihr Ende, wo die Identifizierung des Kronenbaus strittig wird. Ihren Sinn findet sie, wie oben schon betont, überhaupt nur in Verbindung mit den Methoden A und B.

D) Zusammenfassung des Teiles II:

Alle drei Untersuchungsmethoden führten zu demselben Ergebnis. Es läßt sich folgendermaßen zusammenfassen:

Auf dem Wege der Annäherung an die erbliche Reifeform bildet sich als Jugend-(Hemmungs-, Mangel-)form nach einigen Vorstufen das Eissprossenzehnergeweih [1] mit stufenförmiger Anordnung der Sprossen. Damit ist das Längenwachstum der Stange beendet. Die weitere Endenvermehrung erfolgt „sekundär“ an den Sprossen selbst! RHUMBLER hat wahrscheinlich gemacht (1911), daß während des Kolbenstadiums die Vergabelung des wachsenden Geweihknochengewebes geradezu als Ventil der Nahrungszufuhr angesehen werden kann. Da der Geweihaufbau von der Basthaut her, also von der Peripherie aus erfolgt, und da jede Vergabelung eine Oberflächenvergrößerung bedeutet, wird bei mangelnder Baustoffzufuhr die Teilung unterdrückt, bei

[1] (Abb. 1a). Dabei ist die Bildung der Eissprosse vorausgesetzt. Wenn sie fehlt, vertritt die Achterstufe den Eissprossenzehner.

übermäßiger jedoch anormal vermehrt. So bleibt die Verwirklichung der erblich vorgeschriebenen Sprossenbildung umsomehr gehemmt, je schlechter oder knapper die Nahrung ist; und umgekehrt: übersteigt die Ernährung das Normale, so leitet die Basthaut durch Oberflächenvergrößerung, durch Spaltung des Kolbens das Überangebot ab. Es können dann Sprossen entstehen, die erblich gar nicht vorgesehen sind, und wir haben das typische Bild der Hypertrophie. Dafür gibt es unzählige Beispiele (s. VOGT 1936). Wenn also beim Rothirsch die Wachstumsvalenzen des Kolbens die Zehnerstufe übersteigen, so finden sie ihr Ventil in der akzessorischen Spaltung der Sprossen selbst. Die Teilungsfreudigkeit ist beim letzten Sproß am stärksten und nimmt in der Richtung auf den Augsproß sehr rasch ab. Schon BLEY hat diese Beobachtung gemacht und DÖDERLEIN deutet eine ähnliche Ansicht an. Am oberen hinteren Ende der Endgabel ist die Sprossenbildung, wie oben gezeigt, also weitaus am kräftigsten. Am nächsttieferen, dem Vorderast der Endgabel, kommt sie nur noch sehr viel weniger ausgeprägt zur Geltung. Das zeigte sich sowohl im Beginn der Kronenbildung bei den dreiendigen Kronen, als auch bei den reifen, endenreichen Kapitalgeweihen.

Am Mittelsproß erfolgt eine Spaltung nur in seltenen Ausnahmefällen. Auf der Reichsjagdausstellung fanden sich sechs Trophäen, sämtlich vielendige Kapitalgeweihe, mit zweiteiliger Mittelsprosse. Auch an den Rominter Geweihen sieht man diese Erscheinung gelegentlich und mit einer gewissen Regelmäßigkeit auftreten.

Am seltensten gabelt sich der Augsproß. Die wenigen hierfür bekannten Geweihe, voran der Rekordhirsch des Fürsten MONTENUOVO (HECK pg. 108), lassen sich fast an den Fingern herzählen. Auch die Berliner Ausstellung wies nur drei Beispiele auf, vor allem den bekannten Gatterhirsch des Herrn VOGT aus der Tschechoslowakei (1936, pg. 68). Aus freier Wildbahn sind derartige Geweihe sehr selten, sie treten vorzugsweise bei gut gefüttertem Wilde auf.

Die Eissprosse als phylogenetisch degenerierendes Gebilde zeigt überhaupt keine Spaltungen mehr.

Es wird also von dem Kraftventil umso ausgiebiger Gebrauch gemacht, je näher das Geweih seiner Vollendung ist. Das kann mit der Jahreszeit zusammenhängen: wenn etwa Mitte Mai die Vegetation zu sprießen beginnt, ist das Geweih bis einschließlich zur Mittelsprosse bereits fertig; erst die Krone kommt in den Genuß der frischen Sommernahrung. Es könnte aber auch sein, daß das Geweih zum Teil aus im Körper gespeicherten Reservestoffen aufgebaut wird, daß z. B. der phosphorsaure Kalk mindestens teilweise den Skelettknochen entzogen wird (analog dem fötalen Knochenaufbau). Darüber liegen Untersuchungen nicht vor. Man würde dann sagen können, daß das Kraftventil der Vergabelung umso kräftiger benutzt wird, je näher das Geweih der Vollendung ist, weil dann das relative Angebot an Reserve-

stoffen umso größer ist. Vielleicht wirken beide Gründe zusammen. Darüber ist nichts Näheres bekannt.

Wie dem auch sei: durch eine derartige Betrachtungsweise gewinnt die ganze Kronenbildung ein neues Gesicht, das weit weniger als bisher von Überlegungen der Vererbung bestimmt wird. Im ersten Stadium leitet das Ventil den Bilanzüberschuß noch in ein vorgezeichnetes, offenbar erblich allgemein festgelegtes Bett: die Spaltung erfolgt — mehr oder weniger tief einkerbend — quer zur Lageebene der bisherigen fünf Sprossen der Zehnerstufe. Diese liegen geometrisch ungefähr in einer Ebene, die Krone erhält jedoch durch die quergestellte, akzessorische Teilung eine geometrisch räumliche Ausdehnung, sie wird dreidimensional. So ist die Doppelgabelkrone (Abb. 2 d, 4 2/2, 8, 10. 11, 12, 16) die äußerste Stufe, die man noch als gesetzmäßig gebildet ansehen kann. Die weitere Endenvermehrung folgt keinem allgemeingültigen Schema mehr, d. h. das Ventil läuft über! Die Sprossung wird nun hypertrophisch. Wie weit sich auch hier noch verschiedene „Richtungen" finden lassen, wird im Teil III zu erörtern sein. Gemeinsam bleibt — als Ergebnis von Teil II —: die unabhängig voneinander erfolgenden Sekundärteilungen der beiden Endgabelspitzen führen zur Bildung der für *C. elaphus* artspezifischen Krone. Die beiden so entstehenden Kronenteile können deutlich voneinander gesondert sein, sie können aber auch durch tiefgehende Spaltung des hinteren Teils nahe aneinander rücken und ergeben dann das Bild einer einheitlichen, straußartigen Endenwucherung, deren genetische Zweiteilung an Hand der Abwürfe jedoch stets nachweisbar ist.

Teil III. Die Variabilität der Kronenform.

Der Teil II besprach das Prinzip des Kronenaufbaus. Bei der Analyse der Reichsjagdausstellung 1936 mit Geweihen aus ganz Deutschland wurde der an einzelnen Abwurfreihen und einzelnen asymmetrischen Geweihen gefundene Bauplan als allgemeingültig bestätigt. Dabei konnte das Schrifttum soweit besprochen werden, als es ebenfalls allgemeingültige Baupläne irgendwelcher Art vorausgesetzt hatte.

Ein zweiter Teil der Autoren aber leugnet das Bestehen eines derartigen Planes überhaupt und nimmt zwei oder mehrere getrennte Bautypen an, die nebeneinander bestehen oder sich vermischen. Sie werden zum Teil als erblich, zum Teil als nichterblich und variabel, zum Teil als streng umweltbedingt hingestellt. Es galt zu prüfen, ob sich die unleugbare Tatsache der Vielgestaltigkeit, der Ausbildung gewisser Typen mit dem zweiteiligen Bauplan vereinigen läßt. Die Frage der Erblichkeit kann — dem morphologischen Charakter der Arbeit entsprechend — im Teil IV nur gestreift werden.

Die erste Frage lautet: Können alle bekannten Kronentypen auf den zweiteiligen Bauplan zurückgeführt werden? Die im Teil II A besprochenen Abbildungen geben hierauf Antwort. Folgende Formen sind bisher unterschieden worden:

Die Zwölfenderkrone. Beispiele: Abb. 1 b, 2 a, 7, 8, 9, 15 u. a. Wie sie — meist durch Teilung des hinteren, selten durch Teilung des vorderen Gabelendes — aus der Endgabel entsteht, wurde an Abb. 7, 8, 13 und 15 gezeigt. Daß die becherartige „Idealform" (Abb. 1 b, 2 a) nur selten auftritt, geht auch aus den Beispielen hervor. Sie alle zeigen (abgesehen von Abb. 7), daß sie keinen eigenen erblichen Typ darstellt, sondern weiter nichts ist als eine Durchgangsstufe zu vielendigen Kronen der verschiedensten Form. Daß sie in vielen Fällen vom heutigen Rothirsch der Kulturlandschaft nicht überschritten wird, beweist nichts dagegen. Wir wissen, daß derartige Hirsche durch Kraftfuttergaben leicht zur mehrsprossigen Krone befähigt werden.

Die Doppelgabelkrone. Beispiele: Abb. 2 d, 10, 12, 16. Wie sie auf grundsätzlich demselben Wege zustande kommt, zeigt die Abb. 8. Die Doppelgabel ist insofern bemerkenswert, als sie die höchste Stufe darstellt, deren Endenanordnung noch nach allgemeingültiger Regel zu erfolgen pflegt: durch ungefähre Querteilung beider Endgabeläste. Aber auch sie ist kein erblicher Typ, der sich anderen Typen gegenüber stellen ließe. Aus ihr können alle nur denkbaren, unten aufgeführten Formen entstehen oder sich in sie zurückbilden:

Die Stufenkrone (siehe Abb. 12), die Handkrone bzw. Schaufelkrone (siehe Abb. 21, 1919 u. 1920), die Becher- bzw. Korbkrone (Abb. 11 u. Abb. 21), die Seitenkrone (Abb. 20), die Astkrone (Abb. 10), die Wolfsproß- oder Maralkrone (Abb. 12 u. 21) usw.

Wenn Heck schreibt — und damit trifft er die herrschende Ansicht —:

> „Die einfachsten Arten der Kronenbildung, wie die Zwölferkrone, die Doppelgabelkrone, die Becherkrone, die Wolfsproßkrone beruhen wahrscheinlich jede für sich auf einer bestimmten, fester miteinander verbundenen Gruppe von Erbfaktoren . . ." (siehe Abb. 2)

so will er damit wohl sagen, daß er den Bauplan der ersten als dreiteilig, den der zweiten als zwei- oder vierteilig, der dritten als einteilig, die vierte aber als Sonderfall mit eingeschobenem Wolfsproß ansieht. Wir haben die erste und zweite bereits als innerlich verwandt (zweiteilig) kennen gelernt und werden dasselbe von der dritten und vierten sehen. Heck's Ansicht trifft aber ganz abgesehen hiervon schon aus dem Grunde nicht zu, weil Zwölfer- und Doppelgabelkrone Durchgangsstufen der Becher- und Wolfsproßkrone sind. Ob man die ersten als Mangel- und Hemmungsstadien der letzten, oder die letzten als Hypertrophien der ersten ansehen will, bleibt sich hierbei gleich. Auf jeden Fall sind die Zwölfer- und die Doppelgabel-

krone den übrigen Typen nicht nebengeordnet, sondern vorgeordnet. Ein gutes Beispiel (für viele) findet sich in „HECK, der deutsche Edelhirsch" pg. 84. Der dort abgebildete Hirsch trägt links die Doppelgabelkrone, rechts hat er durch Aufteilung des Kronenhinterstücks in fünf Sprossen jedoch eine siebenendige Krone aufgesetzt. Es wurde schon oben gesagt, daß ein Grund für derartige einseitige Hemmungen nicht angegeben werden kann.

Gleichwertige Typen lassen sich also im besten Fall unter vielendigen Kronen mit Rücksicht auf ihre Form aufstellen. Ich nehme das Resultat vorweg: daß sie sämtlich auf der Endgabel aufbauen und ihr unterschiedliches Aussehen

1. durch die Tiefe der jeweiligen Spaltungen,
2. durch die Anordnung der Sprossenbildung und
3. durch die Bildung oder das Fehlen von Bindelamellen zwischen den Sprossen

gewinnen.

Die Maral- oder Wolfsproßkrone. Beispiele: Abb. 2 c, 12 rechts und 21. Man hat früher angenommen, daß sich bei ihr zwischen den Mittelsproß und die Krone ein viertes, neues Ende einschiebe, das man „Wolfsproß" genannt hat, eine Bezeichnung, die nicht berechtigt ist, da sie vom Wapiti entlehnt ist; dieser Kronentyp soll dem Kaukasusmaral *(Cervus maral* OGILBY) eigentümlich sein. Da der Streit um das Wesen der Maralkrone geradezu symbolisch für die gesamte Auffassung vom systematischen Wert der Kronenform ist, sei sie hier eingehender besprochen.

Aus der Abb. 12 ging das Prinzip ihres Aufbaus bereits hervor. Der „Wolfsproß" erweist sich dabei als Kronenvorderstück, die „Krone" als Hinterstück. Aus der normalen Zwölferform entsteht sie oft ganz zwanglos, indem deren Hinterstück sich ein drittes Ende zulegt. Die Sprossenzahl ist übrigens unerheblich, sie kann auch vier, fünf und mehr betragen. Entscheidend ist nur, daß alle Enden gemeinsam auf einem Stiel entspringen (Abb. 21, 1921 u. Abb. 12 rechts). Die Unterschiede der Auffassung sind klar: Im einen Falle erscheint der Wolfsproß als völlig neues, eingeschobenes Gebilde und die Krone als einheitlicher Sprossenkranz an der Spitze des Geweihs; im anderen Falle sehen wir im Wolfsproß nur das Kronenvorderstück und in der „eigentlichen" Krone das Hinterstück. Schon SALLAČ hatte das erkannt.

Derartige Geweihe sind in Mitteleuropa nicht selten. Um ihr unvorschriftsmäßiges Vorkommen im Lebensraum des europäischen viersprossigen Becherhirsches zu erklären, nimmt man (KIESSLING, SALLAČ, BLEY u. a.) an, daß Maral und Becherhirsch sich im Grenzgebiet auf breitem Streifen vermischt haben und gegenseitig durchdringen. Dann müßte natürlich der reine Maraltyp gelegentlich herausspalten und sein Auftreten im westlichen und mittleren Europa wäre damit erklärt.

Diese Deutung ist aus folgenden Gründen unwahrscheinlich:

1. Soweit meine Untersuchungen (J. BENINDE, 1937 b) der diluvialen Edelhirschgeweihe erkennen lassen, hat ein europäischer „viersprossiger" Becherhirsch nie existiert. Im I. Interglazial des Oberrheins (Mosbach, Mauer) liegen Geweihe, die gegen den heutigen Rothirsch eine ganz eigene Stellung einnehmen. Aber bereits um das Riß (Steinheim/Murr, Primigeniushorizont) erscheinen Hirsche vom rezenten Typus mit deutlich zweiteiliger Grundform. Im III. (Riß/Würm) Interglazial Thüringens und der Mark finden wir ebenfalls die heutigen Kronen schon vertreten vom reinen Bechertyp über die Stufenkrone zur Leiterform. Dasselbe Bild begegnet uns im frühen Alluvium. Ohne einer größeren Arbeit vorzugreifen scheint mir doch schon heute sicher zu sein, daß es einen Becherhirsch als Rasse oder gar als Art nie gegeben hat. Man kann vermuten, daß Becherkronen auch im Riß/Würm-Interglazial nur als Grenzfall innerhalb der normalen Variation gebildet worden sind.

2. Der erblichen Festlegung entsprechend sah man bisher in der spezifischen Ausbildung der Maralform die Wirkung bestimmter Gene (SALLAČ):

a) 4. Sproß einfach,

B) 5. Sproß gestielt, dann erst geteilt,

im Gegensatz zu ihren Allelen beim „Edelhirsch" (Becherhirsch):

A) 4. Sproß geteilt,

b) 5. Sproß geteilt, jedoch auf gleicher Höhe mit dem geteilten 4. Sproß eingefügt, also nicht gestielt.

Versucht man nun aber, die mitteleuropäischen sog. „Marale" mit Hilfe ihrer Abwurfreihen oder durch Vergleich ihrer asymmetrischen Kronen zu analysieren, so stellen sie sich als phänotypische Variationen heraus. Der Hirsch Abb. 12 zeigt dies deutlich; er geht von der Doppelgabel über die Stufenkrone zur „Wolfsproß"-Krone. Besonders lehrreich ist in diesem Zusammenhang die Abb. 21 (eingehende Besprechung s. BENINDE 1937 a). 1917 und 1918 ist der Hirsch reiner Bechertyp. 1919 rückt eins der Enden (das dem Beschauer am nächsten stehende) etwas heraus und herab, was sich 1920 noch verstärkt. Hier läßt es sich schon als Kronenvorderstück erkennen. 1921 ist die Trennung der Kronenteile voll sichtbar geworden, wir haben hier die Maralkrone vom reinsten Typ! Das „Gen": „fünfter Sproß gestielt und geteilt" erweist sich damit als höchst inkonstant und bleibt es auch, denn 1923 und 1924 verschwindet der Stiel wieder, erscheint jedoch 1925 in prägnanter Schärfe abermals. Das heißt mit anderen Worten: von der scharfen Wirkung eines Gens „gestielt" im Gegensatz zu einem Allel „ungestielt" kann nicht gesprochen werden. Dasselbe Bild findet man in sehr vielen Fällen beim Vergleich asymmetrischer Geweihe, die an ihren beiden Stangen je eins der Merkmale scharf zeigen. Dafür lassen sich Dutzende von Beweisen bringen. Es handelt sich dabei um nichts anderes, als was

an der Zwölfenderkrone in den Abb. 7, 9, 15 und 19 auch gezeigt wurde: um eine mehr oder weniger tief durchgeführte Spaltung, die wesentlich von Bedingungen der Kondition und des Stoffwechsels abzuhängen scheint.

Das zweite Merkmal „4. Sproß einfach“ erweist sich als nicht minder labil. Nachdem der Hirsch Cäsar (Abb. 21) 1921 den schönsten Wolfsproß aufzuweisen hatte, trägt er 1922 an derselben Stelle plötzlich eine Gabel, die sich bis zu seinem Tode noch recht beachtlich vertieft und auswächst. Der Zillbacher Hirsch der Abb. 12 geht denselben Weg rückwärts. Die Teilungspotenz des Vorderstückes ist eben genau so labil wie die des Hinterstückes. Wer in Ausstellungen darauf achtet, wird beim Betrachten ungerader Kronen hierfür genügend Anschauungsmaterial finden.

Obwohl also die Maralkrone im Phänotyp eine sehr gut definierbare und typische Erscheinungsform ist, so ist sie doch ein Zufallsprodukt mehrerer Bedingungen und scheinbar mehr von der richtigen Konstellation somatischer Voraussetzungen abhängig, die im Laufe des individuellen Lebens wechseln, als von den Kräften der Vererbung. Im Teil IV wird hierüber noch Grundsätzliches zu sagen sein.

Die Fünfsprosserkrone. So nannte BLEY alle diejenigen Formen, bei denen die Krone durch Spaltung eines akzessorischen vierten (über 1. Augsprosse, 2. Eissprosse, 3. Mittelsprosse) und des endständigen, nunmehr fünften Sprosses gemeinsam gebildet wird. Er entspricht der Stufenkrone anderer Autoren. Abb. 12 erläutert schematisch ihre Verwandschaft mit der Maralkrone. Das Vorderstück hat sich gespalten; damit ist alles Wesentliche gesagt! Abb. 21, 1922 u. 1925 führt diese Entwicklung an einem konkreten Fall vor. Ob im Hinterstück sich ein paar Enden dazu finden oder nicht, ist unwesentlich. Wie der Typ z. B. auf dem Wege über die Doppelgabelkrone entstehen kann, zeigt Abb. 21, 1922 u. 1925. Wesentlich für ihn ist einzig und allein, daß die beiden Kronenteile deutlich voneinander getrennt sind. Ein hoher Anteil aller vielendigen Geweihe ist so gebaut, darunter einige der stärksten bekannten Hirsche überhaupt: der 22-Ender des Grafen DRASKOVICH aus der Marmaros (HECK, pg. 108), der 24-Ender von Dr. KOSCH aus den rumänischen Karpathen (HECK, pg. 109), der 20-Ender der GROSSHERZOGIN VON SACHSEN-WEIMAR aus Zillbach/Thüringen (Wild und Hund **60**, 1936), mehrere der stärksten Kaiserhirsche aus Rominten und der Schorfheide usw. SALLAČ und seine Anhänger sahen in ihm die intermediäre Kreuzungsform zwischen Maral und Becherhirsch. Was dagegen spricht, ist oben schon erörtert worden.

Die Astkrone. Beispiel: Abb. 10. Sie ist nur eine besondere Erscheinungsform der vorigen. Die Spaltungen sind besonders tief durchgeführt, so daß das Kronenhinterstück (selten auch das Vorderstück) sich in zwei oder mehrere selbständige Äste aufzulösen scheint. Die Kronen machen oft einen wirren Eindruck und sind schwer zu beschreiben. Sehr typisch ist

der berühmte 18 kg schwere Moritzburger 24-Ender (KIESSLING, pg. 49). Irgendein grundsätzlicher Unterschied gegen andere Typen besteht nicht.

Die Leiterkrone. Sie ist besonderer Erwähnung wert, denn sie gibt über eine wichtige Variationsmöglichkeit der Endenstellung Auskunft. Aus Abb. 20 ist ihr Bauplan ersichtlich. Es handelt sich um den Hirsch „Hans“, der in den 60er und 70er Jahren im Nymphenburger Park bei München halbzahm gehalten wurde und dessen sämtliche 19 Abwürfe in der Zoologischen Staatssammlung in München hängen. Sie waren Gegenstand einer eingehenden Arbeit von DÖDERLEIN (1927). Der Hirsch wechselte jahrelang zwischen einer normalen, „ausgezogenen“ Zwölferkrone und der Doppelgabel hin und her. Auf dem 13. Abwurf, Abb. 20, Mitte, ist die Vordergabel besonders stark vertieft, und einer der Äste ist an der Basis ein Stück mit der Stange verschmolzen geblieben. Diese Verschmelzung ist auf dem folgenden Abwurf so weit getrieben, daß phänotypisch eine Zusammengehörigkeit der beiden unteren Sprossen nicht mehr zu erkennen ist. Wir haben hier eine typische „Leiter“ vor uns. Und doch gestattet die Gleichmäßigkeit der Endenstellung, die homologen Sprossen ganz einwandfrei zu identifizieren. — Man hat auch diese Form für streng erblich erklärt. Da dem deutschen Jäger von Jagdwissenschaftlern und Zoologen lange genug und eindringlichst die Becherform als die einheimische und ursprüngliche deutsche Urform hingestellt worden ist, so wurde und wird in der Praxis jeder Leiterhirsch als verderblicher, irgendwoher zugewanderter Rassenschänder oder als degenerierender Sprößling abgeschossen, da er das Bild einer Krone überhaupt vermissen läßt. In der Dtsch. Jgd. **8**, 1934 habe ich einen von mir selbst nach diesen falschen Grundsätzen geschossenen ostpreußischen Leiterhirsch abgebildet, der wahrscheinlich das Zeug zu einem Kapitalhirsch in sich gehabt hat; er zeigt genau dieselbe Sprossenanordnung wie Abb. 20, rechts. Daß der mitteleuropäische *Cervus elaphus* solche Bildungen im Bereich seiner Kronenvariabilität schon immer gelegentlich einmal hervorgebracht hat, beweist ein in der Geol. Landesanstalt in Berlin befindliches Leitergeweih aus dem Belziger Süßwasserkalk. Es gehört mit ziemlicher Sicherheit ins Riß/Würm-Interglazial und hat genau den Aufbau meines Ostpreußen. Es lag zusammen mit einem charakteristischen Becherhirsch. KRONPRINZ WILHELM VON HOHENZOLLERN schoß 1935 in Ostpreußen einen Kapitalhirsch, der rechts dieselbe Anlage zeigt, links jedoch die Doppelgabel. Aus der Asymmetrie ergaben sich dieselben Beziehungen wie aus Abb. 20. In der Geweihsammlung des Schlosses Schwedt hängt ein Hirsch aus der Schorfheide mit genau demselben Bau. Schließlich sei noch die Abbildung eines Klitschdorfer Hirsches bei KIESSLING, pg. 333 erwähnt, dessen asymmetrisches Geweih wiederum die gleichen Zusammenhänge aufweist. — Nach allem kann also von einer erblichen Leiterkrone nicht die Rede sein.

Die viersprossige Becherform. Beispiel: Abb. 21, 1917 u. 1918. Bei Betrachtung der Abb. 5d wird sie sofort verständlich. Die Teilung der beiden Kronenstücke ist bis auf einen gemeinsamen Wurzelpunkt durchgeführt. Diese Form ist übrigens nicht häufig. Daß sie nur ein besonderer und zwar phänotypischer Fall der Doppelgabelkrone ist, zeigt z. B. der in der Dtsch. Jg.-Ztg. **20**, 1933, pg. 311 abgebildete Rominter Hirsch. Durch „Aneinanderrücken" beider Kronenteile entsteht bei ihm im Laufe einiger Jahre aus der typischen Doppelgabel die viersprossige Becherform. Der in der Dtsch. Jgd. **47**, 1936, pg. 1188 abgebildete Ungarhirsch des Prinzen Hohenlohe läßt an seinen beiden ungleichen Kronen denselben Zusammenhang erkennen und ebenso der bei Heck pg. 138 gezeigte Rominter Hirsch. — Wir treffen also dieselben Verhältnisse wieder, wie sie für die Zwölferkrone schon in Abb. 19 dargestellt wurden: quantitative, aber nicht qualitative Differenzen.

Die eigentliche Becherkrone oder Kelchkrone. Beispiele: Abb. 14, rechte Stange. Sie ergibt sich aus der vorigen sehr einfach durch weitere Sprossenvermehrung, wenn diese so erfolgt, daß alle Enden kranzförmig einen Hohlraum umschließen, so wie die Finger einer zum Greifen halb geöffneten Hand. Wenn nun die einzelnen, meist sehr nahe zusammenstehenden Sprossen sich von ihrer Basis her mit schwimmhautartigen Lamellen verbinden, so kann es kommen, daß eine gefäßförmige Vertiefung entsteht. In der Moritzburg wird eine Einzelstange aufbewahrt, aus deren Becher jahrhundertelang hohen Gästen der Willkommentrunk gebracht wurde. Auch im Jagdschloß Erbach befindet sich ein solches Geweih. Das sind aber natürlich sehr seltene Bildungen. Abb. 14, ein Kaiserhirsch aus der Schwedter Sammlung, läßt in wunderbarer Klarheit das Bildungsgesetz erkennen. Dadurch, daß die beiden Kronenteile der Stufenkrone, die an der linken Stange noch wohl getrennt sind, sich ein wenig zusammengeschoben haben und ihre Enden durch Bindehäute verbanden, entstand rechts die Becherkrone. Nimmt man sie als Einzelstück, so versteht man, daß eine begeisterte Jägerei sie als das Ideal aller Kronen hingestellt hat und noch heute ansieht. Der Fehler, diese zunächst rein ästhetische Bewertung ins Formal-Systematische übertragen zu haben, liegt bei der Zoologie.

Die Handkrone. Beispiel: Abb. 21, 1919. Während bei den bisher besprochenen Typen nur die Tiefe der Spaltungen typenbestimmend war, ist für die Hand- (und Schaufel-, s. u.) Krone gerade die Art und Weise der gemeinsamen Sprossen*richtung* entscheidend. Aus der Zwölferkrone und der Doppelgabel der Abb. 8 entsteht die Handkrone dadurch, daß am Hinterstück das nächste und die weiteren Enden alle gemeinsam flächenhaft in der Richtung nach oben *und innen* abzweigen. Meist geschieht das in einer fächerartigen Anordnung. (Daher auch Fächerkrone genannt). Aus der Art der Entstehung ergibt sich schon, daß das Vorderstück der Krone

weiter unverändert nach vorn/außen gewendet ist, wie Abb. 21, 1919 und 1920 es sehr typisch zeigen. Das ist für alle derartigen Bildungen charakteristisch. Ein gutes Beispiel für den Typ der Handkrone ist der stärkste von Ministerpräsident GÖRING in Rominten gestreckte Hirsch der Berliner Ausstellung, abgebildet in Dtsch. Jgd. **47**, 1936, pg. 1185, sowie der in demselben Heft auf Seite 1197 gezeigte Brandenburger aus dem Kreise Templin. Das Bild der menschlichen Hand wird auf diese Weise noch naturgetreuer, da das aus der allgemeinen Ebene herausstehende Vorderstück wie ein Haken dem opponierten Daumen der im übrigen gespreizten Hand entspricht. Es kommt nur in sehr seltenen Fällen vor, daß es sich ebenfalls in die allgemeine Richtung einordnet. Übrigens ist es auch möglich, daß sich zu den eigentlichen „Hand"enden noch ein Sproß des Vorderstücks zugesellt, wenn dieses sich spaltet, und daß es dann ganz in den Verband der „Hand" eingegliedert wird. Darüber unten mehr bei Abb. 6.

Die Schaufelkrone. Sie ist eine Fortbildung der vorigen durch Verbänderung der sowieso flächenhaft angeordneten Sprossen und es ist oft Sache des persönlichen Geschmacks, ob man eine Krone so oder so benennen will. Es leuchtet ein, daß wir es besonders hier auf keinen Fall mit grundsätzlichen Unterschieden des Bauplans gegen die Handkrone zu tun haben.

Die Tellerkrone. Es bleibt noch übrig, eine sehr eigenartige Bildung zu erwähnen, die eine gewisse Berühmtheit erlangt hat, die Tellerkrone. Beispiele sind: 1. der bekannte Moritzburger 66-ender, ein Hirsch, der von KURFÜRST FRIEDRICH III. VON BRANDENBURG bei Fürstenwalde in der Mark geschossen ist und später als Fürstengeschenk in die Moritzburg gelangte, wo er heute noch hängt; 2. der 44-endige Rominter KAISER WILHELMS II (phot. bei KIESSLING, pg. 326); 3. der bei HECK (pg. 96) abgebildete Rominter Abwurf. In Rominten kommt diese Bildung auch sonst noch gelegentlich vor. Sie wird meistens als Verletzung angesehen, als Stauchung von oben während des Kolbenwachstums. Das dürfte aber kaum zutreffen, da jede Spur von Narben oder Kallusbildungen auf dem Geweihknochen fehlt, außerdem ist die Bildung stets auf beiden Seiten soweit symmetrisch, daß eine Verletzung als Ursache nicht in Frage kommt. Daß es andererseits eine anormale Bildung ist, geht daraus hervor, daß auch die Spitzen der Mittelsprossen, die zeitlich mit der Krone zusammen entstehen, meist ebenfalls kleine Deformationen aufweisen. Ich glaube, daß es sich nicht um äußerliche mechanische, sondern um innere physiologische Störungen während des Geweihaufbaus handelt. Darauf näher einzugehen, geht über den Rahmen der Arbeit hinaus.

Wenn sich alle vorkommenden Kronenformen auf die Endgabel des Zehnergeweihs zurückführen lassen, so liegt die Frage sehr nahe, ob vielleicht schon in deren Bau, deren Anordnung oder Stellung gewisse Unterschiede vorhanden sind, welche der späteren Ausgestaltung den Weg weisen

könnten. Das ist in der Tat der Fall. Angeregt durch die Geweihform einer frühdiluvialen Edelhirschart, die ich im Mosbacher Sand nachweisen und von *Cervus elaphus* deutlich abgrenzen konnte (1937b), wurde ich auf die Stellung der Endgabel und ihre Lageebene zur Körperachse aufmerksam. Schon ein flüchtiger Überblick der Reichsjagdausstellung zeigte, daß in dieser Beziehung auch innerhalb von *Cervus elaphus* wichtige Unterschiede vorhanden sind. Es gab Endgabeln, die longitudinal zur Körperachse standen, solche die in der Transversalen lagen und dazwischen alle nur denkbaren Übergänge (Abb. 5). Um einen Überblick über die relativen Häufigkeiten zu erhalten, wurden sämtliche 169 kronenlosen Geweihstangen in fünf Klassen,

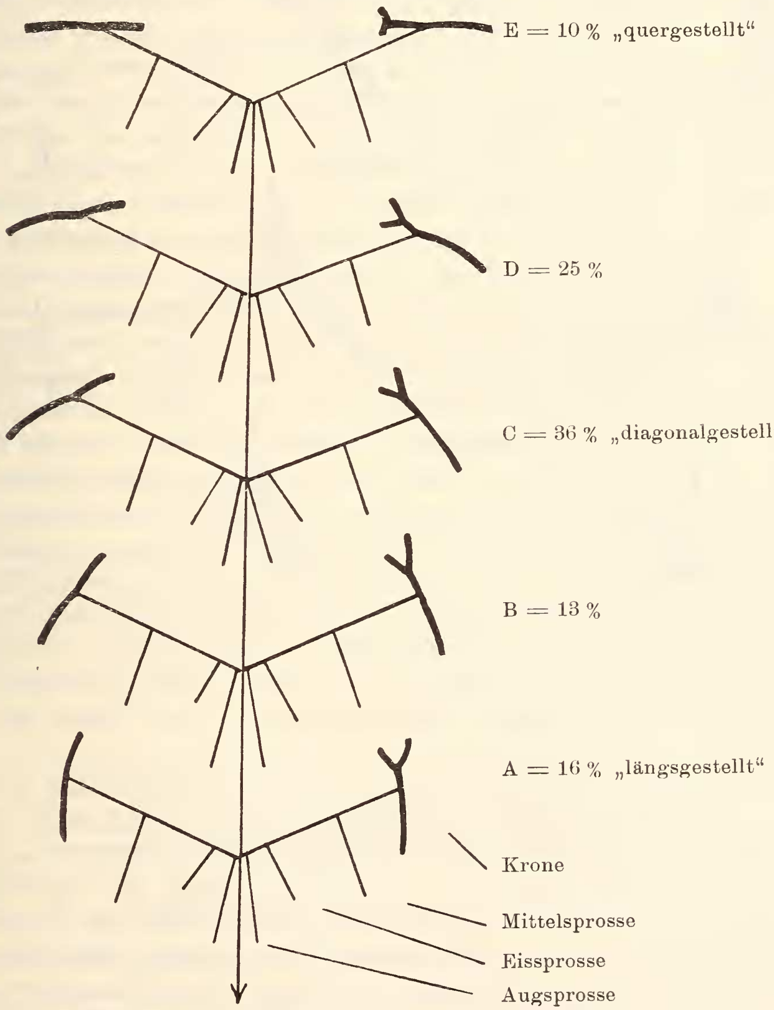
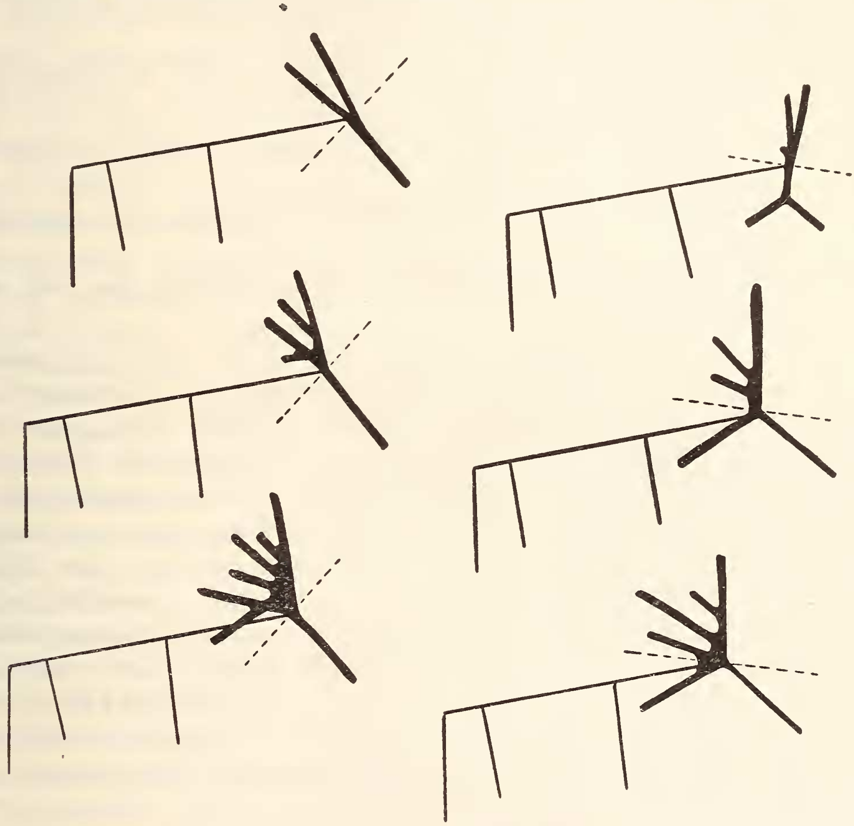


Abb. 5. Lageebene der Endgabel und Krone, schematische Ansicht von oben, wie bei Abb. 16.

A bis E, geteilt, so wie die schematische Darstellung der Abb. 5 links vom Mittelstrich es zeigt. Aug-, Eis- und Mittelsprosse variieren in ihrer Stellung zur Longitudinalen zwar auch, jedoch viel weniger und nicht in bindendem Zusammenhang mit der Endgabel. Sie sind daher im Schema gleichmäßig in ihrer Normalstellung gezeichnet. Der Vergleich der Endgabeln ergab das in Abb. 5 verzeichnete Prozentverhältnis. Der Schwerpunkt der Reihe liegt also bei denjenigen Stücken, die zur Körperachse des Hirsches etwa um einen halben rechten Winkel gedreht stehen (diagonal). und zwar mit ihrem hinteren Ende nach innen (C). In der Richtung auf die beiden Extreme (längsgestellt und quergestellt) nimmt die Häufigkeit ab. Genau quergestellte Endgabeln (vom Jäger „Krebsscheren" genannt) waren nur in 10 % der Fälle vorhanden (E), etwas häufiger fanden sich die längsgestellten (A). Die Stufen B und D vermitteln den Übergang. Da bei der sekundären Spaltung der Endgabelsprossen zur Krone wiederum (s. Teil II) bestimmte Teilungsebenen eingehalten werden, so muß die verschiedene Orientierung des Kronengrundrisses auch zu verschiedenen Frontansichten der fertigen Kronen führen. Das ist in Abb. 5 rechte Seite dargestellt. Im einfachsten Falle der Zwölfenderkrone ist es tatsächlich so, als stünde das Haus einmal mit dem Giebel zur Straße, einmal schräg und einmal mit der Front. Indessen läßt sich dies nicht schematisieren. Die Krone ist ja kein unabhängiges, aufgepfropftes Gebilde, sondern dem Geweih als Ganzem in mannigfachen, z. B. statischen Abhängigkeiten verbunden. Mit der wachsenden Endenzahl vermischen sich die vorher deutlichen Unterschiede. Im Falle der Becherbildung ist überhaupt unklar, was zum Vorderstück, was zum Hinterstück gehört. Bei deutlich zweistufigen Kronen aber verschwindet die bisherige Stellungsebene dadurch, daß das Hinterstück mit dem Erstarken sich immer mehr aufrichtet und scheinbar zu einem Stück Stange wird. (Siehe Abb. 10 u. 12). Daß ein Hirsch die ursprünglich quere Stellung seiner Endgabeln auch in der vielendigen Krone noch erkennen läßt, kommt selten vor. Es ist nur möglich, wenn beide Kronenteile sich in der Stärke die Wage halten, wie bei dem in Berlin gezeigten ungeraden 18-Ender aus Püstow, Hinterpommern, phot. in Dtsch. Jgd. vom 21. 2. 1936.

Eine besondere Rolle spielt die Stellung bei der Entwicklung der Handkrone. Abb. 6 veranschaulicht, wie aus der diagonalen Endgabel (bei a) bei ungeteiltem Vorderstück äußerlich haargenau dasselbe Bild entstehen kann, wie aus der longitudinalen (bei b) durch tiefe Spaltung des Vorderstücks (s. o). Der Unterschied ist, daß die eigentliche Handbildung bei a aus dem Hinterstück allein entsteht, während bei b ein Spaltast des Vorderstücks völlig mit einbezogen ist. Beide Formen kommen vor, sind aber nur mit Hilfe der Abwürfe oder der Kronenasymmetrie zu analysieren und zu erkennen.

Diese Beschreibung der jagdlich bekannten Kronenformen darf aber nicht den Eindruck erwecken, als handele es sich um bestimmte, gut gegeneinander abgegrenzte Typen, als könne jedes Geweih sicher einer von ihnen zugewiesen werden. Im Gegenteil — es ist oft sehr schwer, eine Krone unterzubringen und einzuordnen. Die Übergänge jeder Art sind Legion! Es handelt sich also bei den Kronenformen nur um Hilfsmittel der Einteilung und Beschreibung mit willkürlichen Grenzen und mit allen Fehlern und Nachteilen einer künstlichen Gliederung.



a) Diagonale Kronenstellung. b) Longitudinale Kronenstellung.

Abb. 6. Typen der Handkrone.

Vorderstück und Hinterstück der Krone sind durch — — — — getrennt.

Zusammenfassung von Teil III.

Als Hilfsmittel zur Beschreibung der Geweihkronen hat man eine Gliederung in Kronentypen durchgeführt. Diese sind durch sehr viele Übergänge miteinander verbunden und sämtlich auf die zweiteilige Grundform zurückzuführen.

Teil IV. Schlußfolgerungen.

Wenn auch die Theorie einer einheitlichen oder dreiteiligen Grundform der Geweihkrone nach Teil II nicht mehr zu halten ist und nach Teil III sämtliche Typen auf den zweiteiligen Grundriß (der sich damit als allgemein erwiesen hat) zurückgeführt werden müssen, so ist doch die Frage nach dem physiologischen Wesen und dem systematischen Wert der Kronentypen einstweilen offen. Es bleibt noch zu erörtern, ob wenigstens die Formentypen im Sinne von Familienähnlichkeiten erblich sind, wie man nach tausend Analogien anzunehmen geneigt ist.

Wir sahen, daß für die Variabilität der Kronenform die Variabilität folgender Merkmale bestimmend ist:

a) die gegenseitigen Stellungs- und Richtungsbeziehungen der einzelnen Sprossen,
b) die mehr oder minder tief durchgeführte Spaltung der einzelnen Sprossen,
c) das Vorkommen von schwimmhautartigen Bindelamellen zwischen den Sprossen.

Theoretisch ist es sehr gut denkbar, daß es sich um echte, genaubestimmte Merkmale handelt, die in ganz normaler Weise mendelnd kombiniert werden und zurückspalten. Es ist selbstverständlich, daß diese Ansicht die allgemein herrschende ist. Betrachtungen über vermutliche Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Hirschen mit ähnlicher Kronenbildung sind in der Literatur sehr beliebt. In der Tat gibt es gelegentlich verblüffende Ähnlichkeiten. Aber dennoch schien es mir notwendig, auch diese Frage noch einmal voraussetzungslos zu prüfen. Da ad hoc angestellte Zuchtversuche fehlen und wegen der Schwierigkeit der praktischen Durchführung (die mütterlichen Erbanlagen sind wegen der Geweihlosigkeit der weiblichen Tiere nicht erkennbar) auch nicht zu erwarten sind, ist etwas Exaktes zur Stunde nicht zu sagen. Wir sind abermals auf das Vergleichen von Material angewiesen, dessen verwandtschaftliche Beziehungen wir nicht kennen. Das Auftauchen ähnlicher Typen am gleichen Ort wird stets ohne weiteres als Beweis 1. für die Erblichkeit der Merkmale, als auch
2. für die Verwandtschaft selbst

genommen (Heck, pg. 82), obwohl exakt nur von einer als Tatsache bekannten Verwandtschaft auf die Erblichkeit geschlossen werden dürfte. Man hat also in Wirklichkeit eine nicht zu lösende Gleichung mit zwei Unbekannten. Gegen dieses Bedenken ist mir eingewendet worden, daß die Tatsache der Ähnlichkeit Beweis genug sei, denn mit dem Wirken des Zufalls sei in diesem Umfang nicht zu rechnen. Dabei wird jedoch vergessen, daß wir in den Bedingungen der Umwelt und des Körperhaushalts Kräfte kennen gelernt haben, deren Wirkung auf die Formgebung wir immer wieder deutlich

sehen, ohne uns über ihr Wesen eine Vorstellung bilden zu können. Wir müssen also durchaus die Möglichkeit berücksichtigen, daß diese außererblichen Kräfte auch bei der Formung der Kronentypen beteiligt sind. So kann theoretisch das wiederholte Auftreten ähnlicher Geweihe ebensogut auf dem Wirken gleichsinnig gerichteter somatischer Bedingungen beruhen wie auf einer Verwandtschaft. Der Hinweis z. B. auf menschliche Gesichtsähnlichkeiten oder andere morphologische Ähnlichkeiten in der Tierzucht darf nicht überschätzt werden, weil eben die modifizierenden Kräfte beim Geweihaufbau den Kräften der Vererbung gegenüber ungleich mehr Anteil und Wirkung besitzen als sonst irgendwo im Tierreich; das wird durch die Pathologie der Geweihbildung immer wieder handgreiflich bewiesen.

Der Vergleich von Geweihen, deren erbliche Herkunft man nicht mindestens in der 3. bis 4. Generation genau kennt, kann daher zu brauchbaren Schlüssen nicht berechtigen. Derartige Hirsche sind bisher nicht bekannt. Es mußte deshalb ein anderer Weg gefunden werden; ich glaube, daß abermals der Vergleich von asymmetrischen Kronen und von Abwurfreihen wichtige Schlüsse erlaubt, die unsere bisherigen Anschauungen ins Wanken bringen dürften. Es gilt also, die im Teil II und III gewonnenen morphologischen Resultate physiologisch zu deuten.

Die Tatsachen. Die meisten Geweihe zeigen — unbeschadet der oben besprochenen Unterschiede — an beiden Kronen denselben Typ; ebenso sind sich die meisten Abwurfserien der reifen Geweihstufen einzelner Hirsche im Aufbau und im Typ einigermaßen ähnlich. Selbstverständlich ist dies als Beweis dafür angesehen worden, daß die Merkmale der Form erblich scharf fixiert sind. Ich habe jedoch schon oben eine ganze Reihe von Hirschen besprochen und abgebildet, die dieser Regel nicht folgen. Wenn auch ungleiche Abwurfreihen nur wenigen Jägern und Wissenschaftlern in der erforderlichen Vollständigkeit in die Hände kommen, so ist es doch merkwürdig, daß die Tatsache des bloßen Vorkommens ungleicher Formen am Einzeltier noch nie (mit Ausnahme von Döderlein) zum Anlaß genommen worden ist, Bedenken gegen die Erblichkeit der Typen zu erheben.

Da wir für die Formgebung beider Geweihstangen nur eine Erbformel verantwortlich machen können (s. o.), so können außerdem alle diejenigen verschiedenen Kronentypen, die sich auf den beiden Stangen eines Geweihs finden, nicht als erblich angesehen werden. Dieser Schluß scheint mir unanfechtbar. Eine mögliche Einwendung sei sofort besprochen.

Es gibt Fälle, wo bei heterozygoten Tieren ein Merkmal einseitig patroklin bzw. matroklin auftaucht. So erwähnt Plate ein Kreuzungskaninchen, das auf der einen Seite das Stehohr des Vaters, auf der anderen das Hängeohr der Mutter trug. Solche Fälle sind überaus selten und haben stets besondere Aufmerksamkeit erregt. Die Erklärung liegt wohl in folgendem: Am Zustandekommen der Dominanz des einen Gens über das andere ist der Zustand

des Plasmas wesentlich beteiligt. Das Umschlagen der Dominanz bei Genen mit nahezu gleichem Erbwert unter der Wirkung einer veränderten Plasmakonstitution (oder auch einer veränderten inneren Sekretion) sind bekannt. So ist es denkbar, daß unter besonderen Verhältnissen auch ein einseitiger Dominanzwechsel erfolgt.

Diese Erklärung kommt für die Geweihasymmetrien nicht in Frage. Diese sind — abgesehen von pathologischen Fällen — niemals eklatanter Natur. Die Stangen und Kronen sind vielmehr trotz mancher Unterschiede als „zusammengehörig" zu erkennen. Würde es sich um einen echten Dominanzwechsel handeln, dann müßten die Differenzen zwischen beiden Stangen solcher Art sein, wie bei zwei normalen verschiedenen Geweihen, d. h. ein Hirsch müßte z. B. rechts die Stange des Hirsches der Abb. 12 und links diejenige des Hirsches Abb. 10 tragen können. Das ist jedoch niemals der Fall. Die innere Zusammengehörigkeit und Erbgleichheit der beiden Stangen dokumentiert sich in unzähligen Einzelheiten.

Übrigens ist es höchst unwahrscheinlich, daß gerade in der Geweihkrone der einseitige Dominanzwechsel die Regel sein sollte, wo wir ihn sonst beim freilebenden Tier und beim Menschen nie, im Experiment ganz außerordentlich selten auftreten sehen. Kurz gesagt, wir sind berechtigt, die beiden Stangen und Kronen eines Geweihs als genotypisch identisch anzusehen.

Daraus ergeben sich zwei Wege der Untersuchung:

1. Aus der Formdifferenz der beiden Kronen eines Geweihjahrgangs kann auf die Wirkung solcher Kräfte geschlossen werden, bei denen eine körperlich einseitige Wirkungsweise denkbar ist.
2. Aus der Formdifferenz der fortlaufenden Kronen einer Abwurfserie kann auf solche Kräfte geschlossen werden, die
   a) im Körperhaushalt begründet liegen, aber in der Zeit, d. h. wohl vor allem mit der physiologischen Alterung des Organismus veränderlich sind und
   b) in veränderten Umwelteinflüssen begründet liegen.

Zu I. Asymmetrien. In manchen Fällen sind beide Kronen eines Geweihjahrgangs — innerhalb der Grenzen der Variation organischer Formen — gleich. Dieser Fall ist außerordentlich selten.

Die fast immer vorhandenen Unterschiede sind sehr verschieden groß. Die Analyse von rund 200 Geweihen ergab jedoch, daß die Asymmetrien nur von einer bestimmten Art (s. o.) sind, nämlich

„in der mehr oder minder tief durchgeführten Spaltung der Sprossen" liegen, sowie manchmal in dem

„Vorkommen (u. Ausmaß) schwimmhautartiger Bindelamellen zwischen den Sprossen", während

„die gegenseitigen Stellungs- und Richtungsbeziehungen der einzelnen Sprossen“

ungefähr gleichmäßig zu sein pflegen.

Wie oben erwähnt, konnte L. RHUMBLER (1911) nachweisen, daß entwicklungsmechanisch die Sprossenbildung direkt von der Menge der zuströmenden Aufbaunahrung abhängig ist, weil das von der Basthaut, also von der Peripherie des Kolbens her erfolgende Wachstum jeden Nährstoffüberschuß durch Oberflächenvergrößerung abzuleiten und unterzubringen sucht, nämlich durch Teilung und Sproßbildung. Dieser Satz wird durch die Praxis vollauf bestätigt, z. B. durch die Entwicklung der Schneeberger Hirsche (VOGT 1936), die infolge von Kraftfutterernährung mit zwei und drei Jahren zwölf bis vierzehn Enden zu tragen pflegen! Es wurde schon oben gesagt, daß natürlich diese Spaltungen zunächst in den erblich vorgezeichneten Bahnen verlaufen. Aug- und Mittelsprosse sowie die Endgabel und deren erste Querteilungen sind in dieser Weise vorgezeichnet, jedoch verschieden fest! Die ersten drei erfolgen stets an genau bestimmter Stelle. Die Menge der vorhandenen Aufbaustoffe beeinflußt nur die Stärke und Länge der Sprossen, nicht aber den Sproßpunkt. Die Sprossung in der Krone ist jedoch nur in ihrer ungefähren Richtung erblich vorgezeichnet, z. B. bei Abb. 19, Teilung des Hinterstücks: je kräftiger der Nährstoffzustrom ist, desto eher drängt das Hinterende zur Spaltung, oder umgekehrt: je spärlicher der Baustoff fließt, desto später kann die Teilung durchgeführt werden, schließlich sogar überhaupt nicht (Abb. 19 a). Vergleicht man b und f der Abb. 19, so ergibt sich bei f eine ungefähr doppelte Knochenmassenleistung (s. a. Abb. 16). So sind also Asymmetrien der „mehr oder minder tief durchgeführten Spaltung der Sprossen“ eine Folge der nicht ganz gleichmäßigen Ernährung. Als Beispiele mögen die Abb. 13, 15 u. 16 dienen. Hierher gehören auch die Hirsche mit ungleicher („ungerader“) Zahl der Kronenenden, wie der oben erwähnte, bei HECK pg. 84 abgebildete Hirsch, der links die Doppelgabel, rechts eine siebenendige Krone trägt; in der letzteren ist also ein Nährstoffüberangebot in regelloser Sprossung abgeleitet worden. Dafür müssen zufällige Unterschiede in der Weite der Gefäße verantwortlich gemacht werden.

Welche der im Teil III besprochenen Kronentypen stellen sich unter diesen Gesichtspunkten als bauplanmäßig identisch heraus?

Es sind: Die Zwölferkrone,
die Doppelgabelkrone,
die Maral- oder Wolfsproßkrone,
die Fünfsprosserkrone,
die Astkrone,
die Viersprosserkrone.

Sie unterscheiden sich sämtlich einzig und allein durch

das Ausmaß der durchgeführten Spaltungen in der Krone und finden sich in allen möglichen Zusammenstellungen auf den Stangen einzelner Geweihe vereinigt.

Einige Beispiele von der 20. Deutschen Geweihausstellung in Berlin 1914, abgebildet in: Veröff. d. Inst. f. Jagdkd. **3**, 1, 1914:

1. 14-Ender, links Zwölferkrone, rechts Doppelgabel, Warnicken 1909, pg. 16,
2. 14-Ender, wie vor, Raudnitz 1913, pg. 20,
3. 14-Ender, wie vor, Lindenberg 1913, pg. 21,
4. 20-Ender, links Astkrone, rechts Viersprosserkrone, Promnitz 1906, pg. 27,
5. 20-Ender, links Maralkrone, rechts Viersprosser, Zillbach 1913, pg. 31,
6. 18-Ender, links Maralkrone, rechts Fünfsprosser, Viernheim, pg. 32,
7. 16-Ender, links Fünfsprosser(stufen)krone, rechts Maralkrone, Solitude 1909, pg. 35.

Diese Zusammenstellung läßt sich mühelos in beliebiger Weise erweitern.

An dieser Stelle ist noch die Leiterkrone (Abb. 20) anzuschließen, deren Zusammenhang mit der Doppelgabelkrone oben schon besprochen wurde.

Die Analyse asymmetrischer Geweihe hat also folgendes Ergebnis:

Bei den eben genannten sieben Kronenformen handelt es sich keinesfalls um erbliche Typen; was Döderlein in bezug auf den Wolfsproß meinte (1927, pg. 17), muß auf sie ausgedehnt werden:

> „Ich sehe in diesen Unterschieden nicht das Blut verschiedener Stämme von Ahnen, das sich immer wieder geltend macht, sondern fasse sie lediglich als eine Beschleunigung oder Verzögerung auf, die bei der Ausbildung der einzelnen Teile des Geweihs während ihres Wachstums auftritt. Es sind eben keine qualitativen, sondern lediglich quantitative Unterschiede".

Wir haben in den sieben Formen nicht gleichgeordnete Typen zu sehen, sondern Teilungs- und Entwicklungsstufen.

Eine besondere Stellung nehmen in der Literatur diejenigen Kronenformen ein, die durch die Ausbildung von Bindehäuten zwischen den Sprossen sich äußerlich scharf hervorheben: die eigentlichen, echten Becher oder Kelche (Abb. 14) und die Schaufelkronen (Abb. 21). Sie sind besonders sinnfällig und ihre Erblichkeit gilt allgemein als selbstverständlich, siehe die Abb. auf pg. 96 bei Heck 1935 mit der Unterschrift:

> „Gut ausgebildete Becherkrone, die auf Vererbung beruht".

Wenden wir auch hierauf die eben benutzte Methode an und sehen wir die Geweihe der 20. Deutschen Geweihausstellung, Berlin 1914 (abgebildet in: Veröff. d Inst. f. Jagdkd. **3**, 1, 1914) daraufhin durch.

1. 18-Ender, links Doppelgabelkrone, rechts Schaufel, Rominten 1913, pg. 18,
2. 18-Ender, links Schaufel-, rechts Handkrone, Kurwien 1913, pg. 19,

3. 16-Ender, links Stufenkrone, rechts Schaufel, Wussitten 1913, pg. 23; dasselbe zeigt
4. Abb. 20: links Stufenkrone, rechts Becher.

Solche Fälle kommen des öfteren vor, wenn auch nicht so häufig wie die Asymmetrien durch verschieden tiefe Spaltung, wie ja überhaupt die Lamellenbildung eine verhältnismäßig seltene Erscheinung ist. Nach der Analyse des Einzelgeweihs läßt sich über ihre Erblichkeit noch nichts Sicheres aussagen. Es ist jedoch folgendes zu berücksichtigen:

Die Lamellenbildung ist von einer bestimmten Voraussetzung abhängig, nämlich den (noch zu besprechenden) gegenseitigen Stellungsbeziehungen der Sprossen. Zu einer schaufeligen Ausbildung der Krone müssen die Sprossen entweder in einer Ebene oder in einer Korbform angeordnet sein. Dadurch, daß sämtliche Enden des Hinterstücks streng flächenhaft stehen, entsteht die Abplattung von ganz allein. Dasselbe ist beim Kelch der Fall. Bedingung bleibt nur, daß die Anordnung streng eingehalten wird. So führt also unter dieser Voraussetzung schon eine bloße, durch das Baustoffangebot bestimmte Sprossenvermehrung zwangsläufig zur Abplattung. Trifft die geforderte Voraussetzung nicht zu, d. h. treten die neuen Sprossen aus der (ebenen oder korbförmigen) Anordnung seitlich heraus, so ist Lamellen- oder Schaufelbildung unmöglich. Ein hervorragendes Beispiel hierfür gibt die Abb. 21. 1919 und 1920 entstand infolge flächenhafter Anordnung der hinteren Kronenenden eine fächerartige Bildung mit deutlicher Schaufel. 1921 ist jede Lamellenbildung plötzlich verschwunden, da die Sprossen aus der flächenhaften in die räumliche Anordnung übergegangen sind.

Das Problem der echten Becher- und Schaufelbildung erweist sich also vorzugsweise als ein Problem der Sprossen*anordnung*. Von einer strengen Erblichkeit der Lamellenbildung *selbst* kann mithin keine Rede sein. Ob ihre Voraussetzung: die flächenhafte oder korbartige Endenstellung erblich ist, wird im Folgenden zu besprechen sein.

Zusammenfassend kann gesagt werden:

Die Formunterschiede der beiden Kronen eines Geweihs erweisen sich in der Hauptsache bedingt durch Unterschiede in der Ernährung, d. h. in der Weite der Gefäße. Derartige Unterschiede kommen auch beim gesunden Menschen und wahrscheinlich ebenso beim gesunden Tier häufig vor und äußern sich dann z. B. in kleinen Längendifferenzen der Extremitäten usw. Hierüber besitzt die Orthopädie ein großes Erfahrungsmaterial. Bei dem enorm schnellen Wachstum der Kolben (in vier Monaten wird eine Knochen-Trockenmasse von 6—8 und mehr kg aufgebaut) werden sich diese verhältnismäßig kleinen Differenzen im Gefäßlumen viel sichtbarer

auswirken müssen, als am langsam wachsenden Skelett, bei dem die Zeit als mildernder und ausgleichender Faktor wirkt.

Zu 2. Abwurfreihen. Gewöhnlich sind sich die Geweihe, die ein Hirsch im Laufe seines Lebens trägt, im Aufbau und in der Biegung und Stellung der Stangen und Enden ähnlich. Siehe hierzu die Abb. 7—13. Vor allem drückt sich diese Ähnlichkeit in der Ausformung der Stangen selbst sowie im Ansatzpunkt und in der Richtung von Aug-, Eis- und Mittelsproß aus. Dadurch wird die Festigkeit und Strenge der betreffenden Erbanlagen bewiesen. Die Gestalt der Krone ist, wenn man eine große Zahl von Abwurfreihen untersucht, demgegenüber variabler, ihre erbliche Fixierung labiler. Aus den bisher gezeigten Serien ist dies schon zu entnehmen. Neben Reihen von großer Formkonstanz sahen wir solche mit sehr erheblichen Wandlungen. Damit sind nicht nur jene Veränderungen gemeint, die in dem Maß der Entwicklungsstufe begründet liegen, nämlich die Endenzahl, die Spaltungstiefe der Sprossen und gegebenenfalls die Lamellenbildung, m. a. W. diejenigen, die wir schon bei der Asymmetrie der Geweihe eben kennen lernten, sondern nun auch diejenigen, die wir oben unter a genannt hatten: „die gegenseitigen Stellungs- und Richtungsbeziehungen der einzelnen Sprossen“, d. h. ihre Anordnung. Vergleicht man viele Abwurfreihen wirklich genau von Ende zu Ende, so ist man überrascht, wie sehr sich die Stellungs- und Richtungsbeziehungen der Kronensprossen im Laufe des Lebens ändern. Beispiele sind in den Abbildungen gegeben.

Hirsch „Cäsar“.

Den im Lesezimmer der Forstlichen Hochschule in Eberswalde hängenden „Cäsar“ habe ich in der Ztschr. f. Forst- u. Jgdw. (19) eingehend besprochen. Abb. 21 zeigt die Entwicklung der rechten Krone durch 11 Jahre. Ich sagte dort:

> „Nachdem Cäsar 1917 und 1918 reiner „westeuropäischer Becherhirsch“ gewesen war und sich im Jahre 1921 als ebenso reiner „kaukasischer Maral“ entpuppt hatte, überraschte er uns im Jahre 1922 als „rassebeständiger Kreuzungshirsch“ . . . In der ganzen Kronenreihe des Cäsar ist nur ein einziges Prinzip konstant: die von SALLAČ erkannte, später aber allgemein bestrittene Zweiteilung der Krone in ein Vorder- und ein Hinterstück . . .“

Deren Stellungsbeziehungen aber verändern sich grundlegend.

1917 und 1918 entspringen beide Kronenstücke aus einem Punkt, ihre tief gespaltenen Sprossen sind korbartig angeordnet. Wäre diese Anordnung beibehalten und auch bei der weiteren Sprossenvermehrung befolgt worden, so hätte ein Kelch entstehen müssen. Statt dessen setzt sich

1919 und 1920 das Vorderstück in Gestalt eines ungeteilten Endes vom Hinterstück ab. Dieses seinerseits ordnet seine Sprossen fächerartig

an. Schon hierdurch war eine Schaufelbildung die selbstverständliche Folge. Die Stellungsbeziehungen haben sich gegen 1917 und 1918 grundlegend geändert.

Von 1921 ab ist die Trennung der Krone in Vorder- und Hinterstück ganz scharf durchgeführt! Das Vorderstück schwankt zwischen der (maralartigen) einfachen, ungeteilten Ausbildung (1921, 1923) und der mehr oder minder tief durchgeführten Teilung (1922, 1924—1927) hin und her.

Das Hinterstück. Während es (wie eben gesagt)

1919/20 flächenhafte Anordnung und daher schaufelige Lamellenbildung aufweist, ist es

1921/22 wirr in allen drei Dimensionen des Raumes angeordnet. Eine Lamellenbildung fehlt daher!

1923 und 1924 stehen die Sprossen wiederum ganz verändert, im letzten Jahr etwas flächenhaft; daher sehen wir dort auch einen Anflug von schaufeliger Abplattung.

1925 ähnelt im Gegensatz dazu wieder 1922, und 1926/27 ist nur eine große Gabel übrig geblieben, die in der Stellung ihrer Sprossen einen Zusammenhang mit der einen oder der anderen Form der früheren Abwürfe auch nicht erkennen läßt.

Ergebnis: Weder die Lagebeziehungen von Vorder- und Hinterstück, noch die Stellungsbeziehungen der Sprossen der Kronenstücke unter sich sind konstant. Sämtliche Stellungs- und Richtungsbeziehungen der Kronensprossen sind im höchsten Grade variabel.

Nun sind solche starken Differenzen allerdings nicht die Regel. Bei der Untersuchung der Abwurfreihen des Berliner Zoo fiel ihre Gleichmäßigkeit ins Auge. Vielleicht ist diese eine Folge der Gleichmäßigkeit der Lebensbedingungen in einem Zoogehege, wie sie in der freien Natur natürlich auch nicht annähernd erreicht werden. Vergleicht man eine größere Anzahl von Abwurfreihen, so fällt es auf, daß die Identität der betreffenden Hirsche viel mehr an den Merkmalen der Stange (Biegung, Auslage usw.) erkannt werden können, sowie an der Stellung, Richtung und Biegung von Aug-, Eis- und Mittelsprosse, als an den entsprechenden Merkmalen der Krone. Cäsar ist also kein Ausnahmefall.

Das alles beweist, daß auch bezüglich der „gegenseitigen Stellungs- und Richtungsbeziehungen“ von einer strengen Erblichkeit keine Rede sein kann. Da wir die Lamellenbildung als abhängig von Stellung und Richtung der Sprossen erkannten, fallen nun auch die letzten Kronenformen des Teils III als erbliche Typen weg:

die Becherkrone,
die Kelchkrone,
die Hand(Fächer)krone,

die Schaufelkrone und schließlich auch
die pathologische Tellerkrone.

Es bleibt also nach dem Vorstehenden von der Bedeutung der vielfach als Schlüssel zum Verständnis der Geweihkrone angesehenen Kronentypen nicht viel übrig. Sicherlich ist auch für diese im Ablauf des Lebens eintretenden Formveränderungen der Faktor „Ernährung“ der Basthaut sehr wichtig. Daneben aber gehen laufende Veränderungen, die so allein nicht zu erklären sind: die eben besprochenen Stellungs- und Richtungsbeziehungen der Sprossen. Wir wissen jedoch, daß die verschiedensten Erkrankungen oder Verletzungen des Organismus wie z. B. der Bruch einer Extremität, eine Schußverletzung oder dergl., die mit dem Geweih direkt nicht das geringste zu tun haben, ganz bestimmte, sehr auffällige Veränderungen der Geweih- und Kronenform nach sich ziehen, die in jedem Jahr in derselben Weise wieder erscheinen. In welcher Weise z. B. ein nach Verrenkung des Fußgelenks schief und etwas steif angeheilter Mittelfuß, der den Hirsch in seinem Gesundheitszustand nicht erkennbar und auch in seiner Bewegung nur unerheblich beeinträchtigt, die eine Krone des Geweihs in einer ganz bestimmten, stets wiederkehrenden Form zu verändern vermag (ohne Verminderung der Geweihmasse, also der Ernährung!), das wissen wir nicht. Wir können uns keine Vorstellung machen, welcher Art die formativen Reize sind, die von dem verletzten Lauf zur Geweihkrone reichen. Statische Gründe der Gewichtsverteilung usw. erklären das Problem allein nicht! Denn erstens hinkt der Hirsch in vielen Fällen gar nicht und zweitens müßten dann beide Stangen beeinflußt werden. Solche Fälle sind in großer Zahl bekannt und fast immer reagiert nur die eine Stange bzw. Krone mehr oder minder stark, während die andere völlig unverändert bleibt. Auf diese Dinge näher einzugehen ist hier nicht der Ort.

Wenn auch derartige Bedingungen bei der vorliegenden Arbeit als anormal ausscheiden, so weisen sie doch darauf hin, wie fein und diffizil die Formgebung des Geweihs arbeitet. Der Eintritt der Senilität des Organismus äußert sich z. B. ganz scharf in der Geweihbildung (Hirsch „Hans“ bei DÖDERLEIN). Verbiegungen und Verkrüppelungen der Stangen, Ausfall mancher Sprossen, Bildung anderer an abnormer Stelle und dergleichen Anomalien mehr zeigen an, daß während des Kolbenwachstums das „Formgefühl“ nicht mehr in Ordnung war, m. a. W., daß die nervöse Steuerung der Formgebung nicht mehr einwandfrei arbeitete.

Aber auch wenn wir diese senilen, wahrscheinlich nervösen Defekterscheinungen außer acht lassen, so lassen diese Erfahrungen doch vermuten, daß der Plasmazustand des Organismus, das Ausmaß der Alterung auf die Formgebung von Einfluß sein kann. Welcher Art freilich die dabei tätigen Kräfte sind, darüber fehlt einstweilen jede, aber auch jede Vorstellung. So werden wir auch annehmen können, daß die Umwelt im

weitesten Sinne auf dem Wege über den Stoffwechsel oder die innere Sekretion oder auch direkt für die Gestaltung von Einfluß sind. Wir erinnern uns dabei an die Bemerkung von WINANS, daß seine in England gezogenen Wapitis ihren Geweihtyp nach einigen Generationen in der Richtung auf den Rothirsch umbildeten. Nachgeprüft ist diese Angabe allerdings nicht. — Diese Faktoren, die in der Zeit veränderlich sind, können also neben der Ernährung als Ursachen der Kronenvariabilität beim Rothirsch in Frage kommen.

Sind diese Vorgänge beim Rothirsch grundsätzlich von den bei anderen Tieren bekannten Mechanismen der Formgebung verschieden?

Jede organische Formwerdung ist das Ergebnis zweier Gruppen von Kräften:

1. der genotypischen und
2. der somatischen.

Aus ihrem Zusammenwirken entsteht der Phänotyp. Der Anteil dieser Kräfte am Ergebnis ist sehr verschieden groß. Der Einfluß des Erbfaktors kann so stark sein, daß eine Modifikation durch äußere Ursachen nur im pathologischen Fall eintritt; das ist die Regel. Es gibt aber Fälle genug im ganzen Tierreich, wo außererbliche Bedingungen den Phänotyp grundlegend umgestalten und zwar ganz im Rahmen des Normalen. So ist die Körperform vieler Crustaceen bekanntlich sehr weitgehend von der Wassertemperatur (Copepoden) oder dem Salzgehalt *(Artemia salina)* abhängig, der weiße Grottenolm wird schon bei schwacher Belichtung dunkelbraun. Die Unterschiede zwischen Bienenkönigin und Arbeiterin werden willkürlich durch spezifische Fütterung hervorgerufen u. a. m. Die Realisierung eines bestimmten Phänotyps ist also vom Vorhandensein ganz bestimmter äußerer Bedingungen abhängig. Ebenso wichtig sind gewisse innerorganische Bedingungen des Tieres, seine Kondition, die Altersstufe usw. Am meisten ins Auge springend sind diese Wirkungen bei den niederen, kaltblütigen Tieren. Die Warmblüter sind derartigen Veränderungen viel weniger ausgesetzt, da ihre Lebensfunktionen viel mehr innerkörperlich verlaufen und gegen die Außenwelt weit vollkommener abgeschlossen sind. Eine Sonderstellung nehmen die Geweihe der Cerviden ein, so auch das Rothirschgeweih.

Es wurde bereits erwähnt, daß der untere Teil des Geweihes: die Rose, die Stange in Ansatz, Biegung und Auslage, sowie die Aug-, Eis- und Mittelsprosse in Ansatz, Richtung und Biegung bei jedem Hirsch sehr gleichbleibende Merkmale zeigt, die sowohl an den beiden Hälften eines Geweihs als auch an den Abwürfen während der ganzen Lebensdauer in hohem Maße konstant bleiben. Da diese Merkmale andererseits von Hirsch zu Hirsch sehr stark wechseln, muß angenommen werden, daß sie im Sinne einer normalen Populationsbreite erblich und als solche fest fixiert sind und normal mendeln.

Anders die Krone. Wir sahen hier äußerst verwirrte und vielgestaltige Formen, die auch beim Individuum nicht konstant sind. Als Bauplan schälte sich nur das ontogenetisch nachweisbare Prinzip der Zweiteilung in Vorderstück und Hinterstück heraus. Deren Stellungs- und Richtungsbeziehungen sowie die Stellungs- und Richtungsbeziehungen der Sprossen, außerdem das Ausmaß und die Tiefe der Aufspaltungen, schließlich das Vorhandensein und Ausmaß der Lamellenbildung war jedoch in hohem Grade variabel. Die wahrscheinlichen Gründe wurden besprochen. Sie gipfeln in der Feststellung, daß die erbliche Fixierung der Form hier in ihren Anfängen stecken geblieben ist. Der allgemeine Eindruck ist der eines luxurierenden Gebildes! Dies wirft ein Licht auf die alte Frage: ist das Geweih eine Waffe oder ein Schmuck?

Sicherlich ist es beides. Hierüber vergleiche das auf Seite 238 Gesagte. Hätte die eine oder die andere Kronenform infolge besserer Kampfwirkung Selektionswert, so müßte sie längst phylogenetisch herausgearbeitet sein.

Wieweit im Einzelfall der Anteil des Genotyps bzw. des Soma bei der Gestaltung des Kronentyps geht, ist einstweilen unmöglich zu sagen. Sicherlich ist ebenso wie im Basalteil der Stangen die Erbmasse auch in der Krone individuell nicht gleich. Sicherlich gibt es Faktoren für bestimmte Endenstellungen, z. B. die handförmige, die korbförmige usw., die sich familienweise vererben können, aber es ist ebenso sicher, daß diese Faktoren in ihrer Wirksamkeit schwach sind und von somatischen Einflüssen verhältnismäßig leicht überdeckt werden. Zwei ähnliche Geweihe brauchen also nicht erblich verwandt zu sein, denn ihre Ähnlichkeit kann gleichen somatischen Bedingungen entspringen. Ebenso können zwei unähnliche Geweihe dieselben Faktoren für die Krone besitzen, durch somatische Einflüsse aber völlig verändert sein. „Cäsar“ erläutert diese Verhältnisse sehr klar.

Näheres über diese Dinge wissen wir nicht. Will man Einzelheiten feststellen, so bleibt nur der Weg über den — sehr kostspieligen und langwierigen — exakten Zuchtversuch.

Ergebnis:

1. Der Grundriß der Geweihkrone ist zweiteilig, da alle Kronenformen aus der Endgabel des Zehnergeweihs durch sekundäre, tertiäre usw. Spaltung beider Äste hervorgehen.

2. Die Krone zeigt — als phylogenetisch jüngster Teil des Geweihs — den luxurierenden Charakter aller geweihartigen Bildungen am frischesten. Die letzte noch regelmäßige Stufe ist die Doppelgabel. Die mehrendigen Kronen können nur als Hypertrophieen verstanden werden. Den somatischen Bedingungen kommt bei der Formgebung ein sehr starker Anteil zu.

3. Für die Systematik ergibt sich daraus, daß die Krone infolge ihrer starken somatischen Empfindlichkeit und individuellen Variabilität als taxonomisches Merkmal sehr schlecht geeignet ist. Insbesondere kann von einem „Wolfsproßtyp" als Merkmal des Kaukasushirsches nicht die Rede sein. Nach dem Material der Internationalen Jagdausstellung in Berlin 1937 unterscheidet sich der Hirsch aus dem Kaukasus und aus Nordpersien in der Kronenform in nichts vom europäischen. Eine mitteleuropäische Becherform als Urform kann demgegenüber ebensowenig aufgestellt werden.

4. Dieselbe Folgerung ergibt sich für die paläontologische Systematik, die den Geweihoberteil nur dann heranziehen darf, wenn wirklich neue und nachweislich genügend konstante Merkmale vorhanden sind. Auf einem Einzelfund darf eine systematische Folgerung unter keinen Umständen begründet werden.

Schriftenverzeichnis.

BENINDE, J., 1937a. — Zur Erblichkeit der Kronenformen beim Rothirsch. — Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1937.
— 1937b. — Über die Edelhirschformen von Mosbach, Mauer und Steinheim/Murr. — Pal. Ztschr. **19**.
BLEY, F., 1914. - Die Herkunft unserer Kronenhirsche. — Zeitschr. Allg. Dtsch. Jagdschutz-Ver. **19**, pg. 160 ff.
— 1923. — Vom edelen Hirsche. — Leipzig.
DÖDERLEIN, L., 1927. – Die Abwürfe des zahmen Edelhirsches „Hans". – Abh. d. Bayr. Akad. d. Wiss. **31**, 3.
HECK, L., 1935. — Der deutsche Edelhirsch. — Paul Parey, Berlin.
HILZHEIMER, M., 1916. — Brehms Tierleben **13**. Die Säugetiere, 16. Paarhufer. — Bibl. Institut, Leipzig.
HOFFMANN, C., 1901. — Zur Morphologie der Geweihe der rezenten Hirsche. — P. Schettlers Erben, Cöthen.
KIESSLING, W., 1925. — Der Rothirsch. — Julius Neumann, Neudamm.
KOBYLINSKI, M. v., 1932. — Kann der bodenständige Wildstand einer bestimmten Gegend durch Zuführung fremden Blutes grundlegend geändert werden? — Dtsche. Jägerzeitung **98**, p. 65—68.
LYDEKKER, R., 1898. — The deer of all lands. — Rowland Ward Ltd., London.
MATSCHIE, P., 1914. — Die zwanzigste deutsche Geweihausstellung zu Berlin 1914. — Veröffentl. Inst. Jagdk. **3**, 1.
MEYER, A. B., 1883. — Die Hirschgeweihsammlung im kgl. Schlosse zu Moritzburg. — Wilhelm Hoffmann, Dresden.
RAESFELD, F. v., 1920. — Das Rotwild. — Paul Parey, Berlin.
RHUMBLER, L., 1911. — Über die Abhängigkeit des Geweihwachstums der Hirsche, speziell des Edelhirsches, vom Verlauf der Blutgefäße im Kolbengeweih. — Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1911, pg. 295.
SALLAČ, W., 1912. — Der Kronenhirsch und die Mendelschen Gesetze. — Ver. Ztschr. Forst-, Jagd-, Naturkde., 1911/12, 1912/13, 1/2.
SCHÄFF, E., 1907. — Jagdtierkunde. — Paul Parey, Berlin.
SENFF, 1935. — Beiträge zur Geweihbildung des Rothirsches. — Dtsch. Jagd **4**, pg. 577 ff.
VOGT, F., 1936. — Neue Wege der Hege. — J. Neumann, Neudamm.
WINANS, W., 1913. — Hirschzucht und Veredelung des Rotwildes. — P. Parey, Berlin.

Erklärung der Abbildungen siehe im Text.